Erzeugung, Organisation und Entwicklungsmechanik der Rüsselzucht-Intersexe von Bonellia viridis

Inaugural - Dissertation

der hohen

Philosophischen Fakultät II der Universität Bern

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Hans Glaus

von Wahlern

Separatabdruck aus: Pubblicazioni Stazione Zoologica Napoli, vol. 13

1932.

Auf Antrag des Herrn Professor Baltzer von der

Philosophischen Fakultät II angenommen.

Bern, den 25. Februar 1932. Der Dekan: Professor Dr. Kohlschütter

Erzeugung, Organisation und Entwicklungsmechanik der Rüsselzucht-Intersexe von Bonellia viridis

Inaugural - Dissertation

der hohen

Philosophischen Fakultät II der Universität Bern

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Hans Glaus

von Wahlern

Separatabdruck aus: Pubblicazioni Stazione Zoologica Napoli, vol. 13

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Erzeugung, Organisation und Entwicklungsmechanik der Rüsselzucht-Intersexe von Bonellia viridis.

HANS GLAUS

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern und der Zoologischen Station zu Neapel).

(ricevuto il 5 settembre 1932 - X)

(con 33 figg. nel testo)

INHALTSVERZEICHNIS.

I. Einleitung . . . . . *pag.* 39
II. Uebersicht über die weibliche und männliche Entwicklung der Bonellia . » 41
III. Methodik . . . . . » 44
IV. Beschreibung der einzelnen Zuchten . . . . . » 46
Uebersicht und Diskussion der Ergebnisse aller Zuchten . . . . » 73
V. Typische intersexuelle Mischformen. . . . . » 76
VI. Entwicklung der einzelnen Organe . . . . . » 83
Die Vorderdarm-Samenschlauchanlage . . . . . » 84
Doppelte Samenschläuche . . . . . » 88
Das Dorsalgefäss . . . . . » 92
Mitteldarm und Hinterdarm . . . . . » 92
Die Analblasen . . . . . » 94
Die Borsten . . . . . » 95
Die Gonaden . . . . . » 98
VII. Entwicklungsmechanische Betrachtungen . . . . . » 100
Entwicklungsmechanik der einzelnen Organe . . . . . » 101
Verschiedene Reaktionsempfindlichkeit der einzelnen Organananlagen auf die Rüsselwirkung . . . . . » 106
Die Vorn-Hinten-Regel . . . . . » 108
VIII. Zusammenfassung . . . . . » 108
IX. Literaturverzeichnis . . . . . » 112

I. Einleitung

Die vorliegende Arbeit entstand als Fortsetzung und weitere Ausführung der zusammenfassenden Arbeit Baltzers von 1928 (Lit. Verz. 1928 *1*) über die Geschlechtsbestimmung bei Bonellia viridis. Besonderes Interesse erweckte auch hier wieder die Tatsache, dass neben reinen Männchen und Weibchen intersexuelle Mischformen entstehen können, die besonders geeignet scheinen, uns in der Aufklärung des Geschlechtsbestimmungsproblems bei *Bonellia* weiter zu bringen. Inzwischen sind noch 3 weitere Arbeiten von Baltzer erschienen (1931 *1*, *2*; 1932) von denen die erste

ausser der Geschlechtsbestimmung auch die gesamte Morphologie und Entwicklung der *Bonellia* darstellt.

Normalerweise gestaltet sich bei *Bonellia* die Geschlechtsbestimmung so, dass freischwärmende, indifferente Larven ohne Parasitismus zu Weibchen werden; andere, ebenfalls noch indifferente Larven heften sich am Rüssel alter Weibchen an und erhalten dadurch eine metagam männlich bestimmte Entwicklungsrichtung. Die Dauer dieses Rüsselparasitismus beträgt etwa 4 Tage.

Im Experiment wird diese Periode des Ansitzens am Rüssel auf wenige Stunden herabgesetzt, und die Larve hierauf in reinem Seewasser weiter gezüchtet. Die durch diese abgekürzte « Rüsselzucht » erzeugten Intersexe (es entstehen ausserdem auch Männchen und Weibchen) nennen wir Rüsselzuchtintersexe oder abgekürzt « Rüsselintersexe ». Wir unterscheiden sie dadurch von den in Extrakten gezüchteten Intersexen, sowie von den ohne jede Rüsselwirkung entstandenen, genetischen Intersexen.

Die Entwicklung der Larve wird durch eine starke Abkürzung des Rüsselparasitismus in folgender Weise beeinflusst :

Mit einer mehr oder weniger langen Phase männlich bestimmter Entwicklung verbindet sich eine durch die rüssellose Weiterzucht bedingte weibliche Differenzierung. So entstehen Intersexe, die es uns ermöglichen, Einblick in die metagame Bestimmung des Geschlechts und in die Entwicklungsmechanik von *Bonellia* zu gewinnen.

Baltzer hat einzelne, typische Vertreter dieser interessanten Mosaiktiere in verschiedenen Publikationen (1914, 1925, 1928 *1*, 1931 *1*) bereits beschrieben; eine einheitliche Durcharbeitung des ganzen Materials ist jedoch nie erfolgt.

Es war die Aufgabe dieser Arbeit, unter Beiziehung der Baltzerschen Protokolle, die Zuchten, in denen experimentell Intersexe erzeugt wurden, zusammenzustellen und ihre Resultate vergleichend auszuwerten, weiter aber eine eingehende mikroskopische Untersuchung durchzuführen mit besonderer Berücksichtigung der entwicklungsmechanischen Vorgänge, die sich unter dem Einfluss des vermännlichenden Rüsselstoffes abspielen.

Es ist mir eine Freude, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. F. Baltzer, herzlich zu danken für die freundliche Ueberlassung seines Materials und seiner Protokolle, sowie für die stete Unterstützung, die er mir während der Durchführung dieser Arbeit und bei der theoretischen Durcharbeitung zuteil werden liess. Besten Dank schulde ich ausserdem Herrn Prof. F. Baumann und Herrn Dr. F. Lehmann für mannigfache Anregungen und technische Ratschläge.

II. Uebersicht über die weibliche und männliche Entwicklung der Bonellia

Für das Verständnis der hier zu bearbeitenden Intersexe ist eine genaue Kenntnis der normalen Geschlechtsentwicklung von Bonellia viridis notwendig. Ich entnehme sie den Arbeiten Spengels (1879) und Baltzers (1928 *1* und 1931 *1*). Die für unsere Untersuchung wichtigen Stadien gehören in die Entwicklungsreihe von der indifferenten Larve bis zum embryonalen Weibchen und reifen Männchen. (Figuren 1-3, schematisiert).

Fig. 1. Eine schwärmende indifferente Larve mit grün pigmentierter Epidermis. Vorderabschnitt ca $^1/_3$ oder etwas mehr der ganzen Länge. Dieses Stadium steht noch vor des Geschlechtsdifferenzierung.

Wir unterscheiden die beiden Wimperkränze (Prototroch und Telotroch), und eine allgemeine feinere Bewimperung, das Urmundbläschen (*Ubl*) als embryonale Teilanlange des Vorderdarmes und im Vorderabschnitt (*VA*) die beiden Augenflecken aus braunem Pigment.

Der grösste Teil der Larve wird von dem umfangreichen, blind geschlossenen Mitteldarm (*Md*) erfüllt. Das Nervensystem besteht aus einem ziemlich weiten Schlundring, dessen beide Aeste sich hinter dem Prototroch zu einem wohlentwickelten Bauchmark (*Bm*) vereinigen.

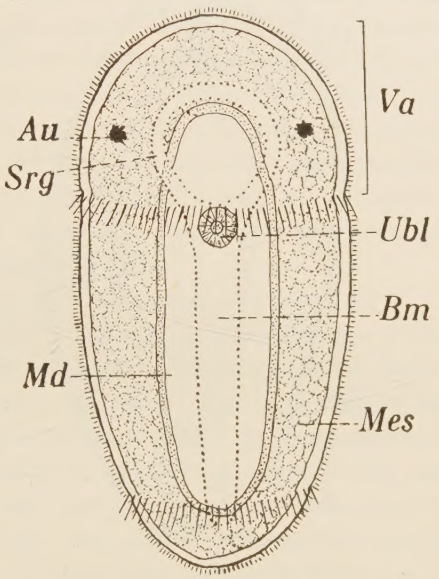


Fig. 1. — Indifferente, schwärmende Larve. Vergr. ca 130 ×
Figuren-Erklärung bei Fig. 3.

Das Mesoderm bildet ein lockeres Parenchym (*Mes*), das den ganzen Raum zwischen Darmwand und Ektoderm ausfüllt.

Fig. 2. Junges, embryonales Weibchen in Ventralansicht. Es besitzt einen kontraktilen Rumpf mit weitem Coelom (*Coe*), das vom Mesoderm begrenzt wird Dieses (*Mes*) bildet einen unregelmässigen, dünnen Belag an der Innenseite des Ektoderms. Am Rumpf sitzt ein deutlich abgesetzter, stark grüner Vorderabschnitt, der spätere Kopflappen oder Rüssel (*KL*), der von dichtem Parenchym erfüllt ist. Der Schlundring (*Srg*) ist weit, seine Ausdehnung entspricht der Länge des Kopflappens. Er setzt sich nach hinten in ein gut ausgebildetes Bauchmark (*Bm*) fort. Diesem entlang

zieht sich das Bauchgefäss (nicht gez.) an dem im hintersten Drittel, einzeln oder in Trauben, die weiblichen Urgeschlechtszellen hängen. Hinter der Gabelung des Schlundringes liegen auf der Ventralseite die beiden Borsten (*Bo*), die mit der Spitze das Ektoderm durchstossen. Das durch-

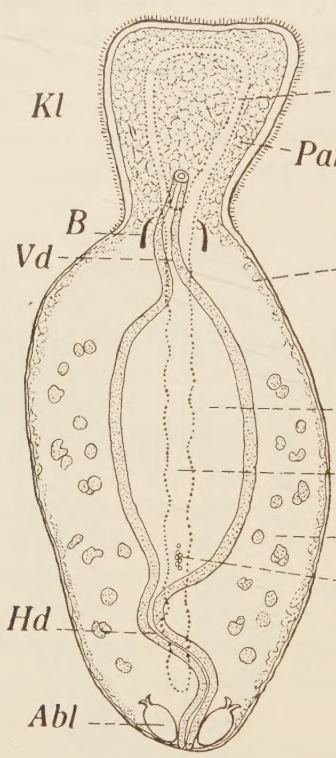


Fig. 2.

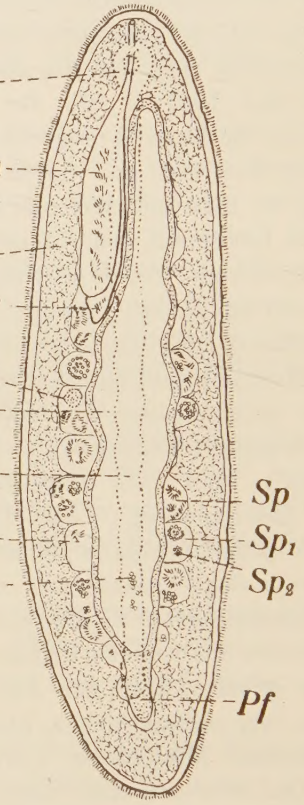


Fig. 3.

Fig. 2. — Junges embryonales Weibchen. Vergr. 150 ×

Fig. 3. — Nahezu reifes Männchen. Vergr. 120 ×. — Die Figuren sind schematisiert.

Abl, Analblasen; *Au*, Augenflecke; *B*, Borsten; *Bm*, Bauchmark; *Coe*, Coelom; *Hd*, Hinterdarm; *KL*, Kopflappen; *Md*, Mitteldarm; *G*, embryonale Gonade; *Mes*, Mesoderm; *Par*, Parenchym; *Pf*, Pfropf: *Sa*, Samenschlauch; *Satr*, Samenschlauchtrichter; *Sp*, Spermienbündel; Sp_1, jüngere Spermatogenese-Stadien; Sp_2, jüngste Spermatogenese-Stadien; *Srg*, Schlundring; *VA*, Vorderabschnitt; *Vd*, Vorderdarm; *Ubl*, Urmundbläschen; *Ug*, Urgeschlechtszellen.

gehende Darmrohr zerfällt in 3 Teile: Vorderdarm (*Vd*) dessen grösster Teil vom Ubl geliefert wird, Mitteldarm (*Md*) gegenüber dem männlichen Md verkürzt und ein enger Hinterdarm (*Hd*) der im After nach aussen mündet. Zu beiden Seiten des Afters liegen die paarigen Exkretionsorgane des Weibchens, die Analblasen (*Abl*) mit je einem endständigen Trich-

ter. Vom Vorderende des Mitteldarmes zieht sich ein Gefäss in dorsaler Richtungan die Basis des Kopflappens : das Dorsalgefäs (nicht gez.). Bei den Intersexen wird es als « Strang » bezeichnet. Das ganze Ektoderm ist grün pigmentiert (der Kopflappen intensiv, der Rumpf in geringerem Grade) ; die Ektoderm-Zellen des Kopflappens sind regelmässig zylindrisch und bewimpert, im Rumpfteil unregelmässig plattenförmig und ohne Wimpern. Im Coelom schwimmen zahlreiche Ballen, die als Coelomkörper bezeichnet werden.

Fig. 3. Nahezu reifes Männchen in Ventralansicht. Körper würmchenähnlich langgestreckt. Ektoderm überall aus regelmässigen, bewimperten Zellen gebildet, die wenig Pigment enthalten. Ein gleichmässig dichtes, umfangreiches Mesoderm umschliesst ein enges Coelom, das viele Taschen bildet, in denen sich reifende Stadien von Spermatogeneseballen (*Sp 1,2*) und Bündel reifer Spermien (*Sp*) befinden. Im vordern Rumpfteil liegt der spermienenthaltende Samenschlauch (*Sa*) mit dem Trichter (*Tr*) durch dessen flimmernde Oeffnung die reifen Spermien in den Sack gelangen. Der Darm [es ist der Mitteldarm (*Md*)] ist blind geschlossen, hat ein geräumiges Lumen, das von Dottertropfen ausgefüllt wird, und trägt an seinem Hinterende einen kompakten Zellpfropf (*Pf.*).

Diese eben beschriebenen Stadien entwickeln sich wie folgt :

Die schwärmenden Larven verlassen nach einer Entwicklung von ungefähr 4 Tagen die Eihüllen und damit den in Schnüren oder Ballen zusammengeklebten Laich. Sie erlangen im Alter von ca. 8 Tagen das Stadium der Fig. 1. Die weitere Entwicklung erfolgt in verschiedener Weise. Wenn die Larven freilebend bleiben, entwickeln sie sich fast alle zu Weibchen; die ersten weiblichen Metamorphosen setzen um den 10. Tag ein. Wenn sich die Larven dagegen am Rüssel erwachsener Weibchen anheften, so entwickeln sie sich zu Männchen (Baltzer 1928 *1* u. a. O.). Das Anheften beginnt etwa am 8. oder 9. Tag.

1. *Entwicklung zum Weibchen:* Die weibliche Entwicklung wird deutlich, sobald sich das Coelom der Larve aufgebläht hat und regelmässig und kräftig zu pulsieren beginnt : weibliche peristaltische Bewegungen. Es ist jedoch sicher, dass die weibliche Entwicklung an und für sich *schon früher beginnt*, (in dieser Vorphase werden auch die Wimperkränze rückgebildet) aber eben erst bei Eintritt der Peristaltik erkannt werden kann. In den jungen, pulsierenden Weibchen werden nach und nach die einzelnen Organe gebildet : Vorderdarm, Hinterdarm, Analblasen und Borsten. Damit ist das Stadium der Figur 2 erreicht.

2. *Entwicklung zum Männchen :* Die männliche Entwicklung der schwärmenden Larve wird, wie schon erwähnt, in hohem Grade durch geschlechtsbestimmende Wirkungen, die vom Rüssel, an dem die Larve parasitiert, ausgehen, bestimmt. Die indifferente Larve heftet sich mit der

Ventralseite ihres Vorderabschnittes am Kopflappen eines älteren Weibchens an und bleibt dort etwa 4 Tage in festem Kontakt, worauf sie sich wieder loslöst. Sie ist dann durch die Wirkung von Rüsselsubstanzen in allen Organen männlich determiniert und auch schon weitgehend, besonders in ihrem äusseren Habitus, in männlicher Richtung differenziert. Später kriecht sie dem Rüssel entlang in den Pharynx des Weibchens, wo sich die weitere männliche Reifung abspielt.

Als erstes Zeichen der Vermännlichung verschwinden die Wimperkränze, dann wird der Vorderabschnitt der Larve bei gleichzeitiger Verkürzung vom Rand her entpigmentiert. Die Augenflecke werden resorbiert ; die Spermatogenese setzt ein. Die Larve pulsiert, wenn überhaupt , nur schwach. Zuletzt, am 3/4. Rüsseltage beginnt auch die Bildung des Samenschlauches. Damit haben alle Organe die männliche Entwicklung begonnen. Das Stadium der Fig. 3 mit allen diesen männlichen Organen wird etwa 2 Wochen nach dem Rüsselparasitismus erreicht.

III. Methodik

Zu meiner Arbeit verwendete ich ausschliesslich Material, das Herr Prof. Baltzer in seinen Versuchen an der Zoologischen Station Neapel (1925, 1927) erhalten hatte. Die schwärmenden Larven hatten in sogenannten Rüsselzuchten reichlich Gelegenheit zum Parasitieren an abgeschnittenen Rüsselstücken. Dann wurden die Kulturen weiter behandelt :

a) mit normaler Rüsselzeit : die Larven parasitieren ungefähr 4 Tage.

b) mit abgekürzter Rüsselzeit : die Larven parasitieren 4 bis etwa 30 Stunden.

Sie sitzen eine möglichst genau umschriebene Zeit an abgeschnittenen Rüsselstücken fest , werden dann durch den Strahl einer kräftigen mit Seewasser gefüllten Pipette und durch Umherwirbeln abgelöst und in reinem Seewasser weiter gezogen.

Es entstehen mit Methode *a*) nur reine Männchen,
mit Methode *b*) und bei sehr kurzer Rüsselzeit (4 bis 10 Stunden) neben reinen Männchen auch Weibchen und Intersexe.

Die Anordnung des Baltzerschen Experimentes war im einzelnen folgende :

In kleinen Glasdosen wurden zu vielen schwärmenden Larven mehrere Rüsselstücke (*Rst.*)von erwachsenen Weibchen gegeben (Zeit notiert). Nach einer halben bis einer Stunde wurde kontrolliert, die besetzten Rüsselstücke herausgenommen, in reinem Seewasser herumgewirbelt, um ein Abfallen ungenügend angehefteter Larven zu veranlassen und dann in eine neue Schale ohne schwärmende Larven gelegt (Zeit notiert). Nach gewünschter Zeit

wurden die Larven vom Rüsselstück abgeströmt (Zeit notiert) und ohne Rüssel weitergezogen [1]).

Anschliessend folgten in verschiedenen Zeitabständen Beobachtungen unter Binokular oder Mikroskop im offenen Wassertropfen, oder auch unter Deckglas mit angesetzten Wachsfüsschen bei starker Vergrösserung (Immersion 1/7, 1/12).

Als Fixierungsmittel dienten Boveri'sches Gemisch oder Zenker'sche Flüssigkeit ohne Essigsäurezusatz. Die 2. Methode kam zur Anwendung, wenn das grüne Pigment der Ektodermzellen erhalten werden sollte (vergl. Baltzer 1928 *2*). Da mein Material zu lange (3-5 Jahre) in Sublimatalkohol lagerte, konnte es auf Pigment nicht mehr untersucht werden.

Nach Fixierung mit Boveri'schem Gemisch wurde das Material in reinem Alkohol aufbewahrt. Mit dieser Technik wird das Pigment ausgezogen, im übrigen aber halten sich die Larven jahrelang sehr gut. Eine bisweilen auftretende braune Tönung, nach langer Lagerung in Alkohol, konnte nach der Methode von Kopsch (vergl. Romeis 1928 § 919) leicht weggebleicht werden, ohne dass das Gewebe gelitten hätte.

Als Färbung für Totalpräparat und Schnitt wurde saures Haemalaun nach P. Mayer gebraucht.

Die erste Untersuchung erfolgte immer am Totalpräparat. Zu diesem Zwecke wurden die Larven in Kanadabalsam zwischen 2 Deckgläser gebracht, um sie von beiden Seiten auch mit Immersionen untersuchen zu können. Für den Schnitt wurde die Larve in Benzol aus dem Balsam gelöst, und nach Methode Yatsu (1904) [2]) in Nelkenölkollodium orientiert. Eine leichte Nachfärbung der Schnitte mit Haemalaun ohne Gegenfärbung erwies sich als genügend.

---

1) Abgeschnittene Rüsselstücke wirken in gleicher Weise auf die festsitzende Larve wie normale Rüssel am lebenden Weibchen.

2) Methode Yatsu, zum Orientieren sehr kleiner Objekte: Das Objekt wird in Nelkenöl gebracht. Es wird eine Mischung von 1 Teil Nelkenöl und 1 Teil Kollodium (4 % in Aether) hergestellt (kann lange gebraucht werden). Kleine Stücke der Alge Ulva lactuca werden gefärbt und trapezförmig zugeschnitten. Unter Binokular wird ein kleiner Tropfen Nelkenöl-Kollodium auf das Ulvastück aufgesetzt. Das Objekt wird ohne viel Nelkenöl mit Pipette hineingelegt und mit einer Haarschlinge zu einer Kante des Ulvablättchens orientiert. Nelkenöl abtupfen. Sorgfältiges Zugeben von Benzol. 1 h darin lassen. Im Benzol erstarrt das Nelkenöl-Kollodium, und das nun grössere « Objekt » kann bequem im Paraffin eingebettet werden. Die Orientierung beim Schneiden geschieht nach der Orientierungskante des Ulvablättchens.

IV. Beschreibung der einzelnen Zuchten

Wie ich schon erwähnte, stammen alle von mir bearbeiteten Larven aus den Zuchten von Herrn Prof. Baltzer. Somit beziehen sich auch alle Angaben über Befunde, die am lebenden oder frisch konservierten Tiere gemacht wurden, auf seine Versuchsprotokolle. Ihr Wortlaut ist hier gekürzt und stellenweise nur zusammenfassend wiedergegeben. Dagegen beziehen sich alle Angaben über das gefärbte Totalpräparat und die Schnittserie auf meine eigene Untersuchung. Um eine zusammenhängende Darstellung zu ermöglichen, habe ich bei der Besprechung der einzelnen Fälle die Angaben von Baltzer und von mir ineinander gearbeitet.

Für die Larven aller Zuchten gilt der Tag der Eiablage als O. Tag, auch wenn die Eiablage nicht beobachtet, sondern nur aus dem Zustand der gefundenen Larven und dem Zeitpunkt des Auftretens der Weibchen erschlossen wurde. Die jeweiligen Angaben (4. Tag, 5. Tag usw.) beziehen sich somit auf das absolute Alter der Larven, das als AA bezeichnet wird.

Mit dem Ansetzen der Larve am Rüssel beginnt ein neuer Abschnitt. Die Tage von diesem Zeitpunkt an, werden als Rüsselalter (RA) bezeichnet und berechnet vom Moment des Ansetzens an den Rüssel bis zum Zeitpunkt der Untersuchung oder Konservierung.

Die Rüsselzeit (RZ) endlich bedeutet die Zeit, während der die Larve am Rüssel *parasitiert*.

Diese Ausdrücke und Abkürzungen gelten für alle folgenden Zuchten.

Zuchten des Materials III (1925)

Für alle Zuchten mit der Ziffer III wurden Larven aus demselben Laich verwendet. Dieser fand sich in der Wohnröhre eines Weibchens, in verschiedenen Eischnur-Stücken. Die Larven, teilweise schon in den Hüllen rotierend, waren typisch grün, mit 4 Dotterkugeln versehen und hatten beide Wimperkränze gut ausgebildet. Nach ihrem Aussehen dürfte die Eiablage 3 Tage vor der Entdeckung des Laichs erfolgt sein. (28.VII).

Die ungefähr 420 Larven wurden nun in 2 Portionen (X und Z) geteilt und durch Wasserkühlung auf Temperaturen von 20°C und 25°C gehalten. Restbestände (z. Teil mit Material der Wohnröhre verunreinigt, kamen in Schale Y). X und Z wurden jeden Tag kontrolliert.

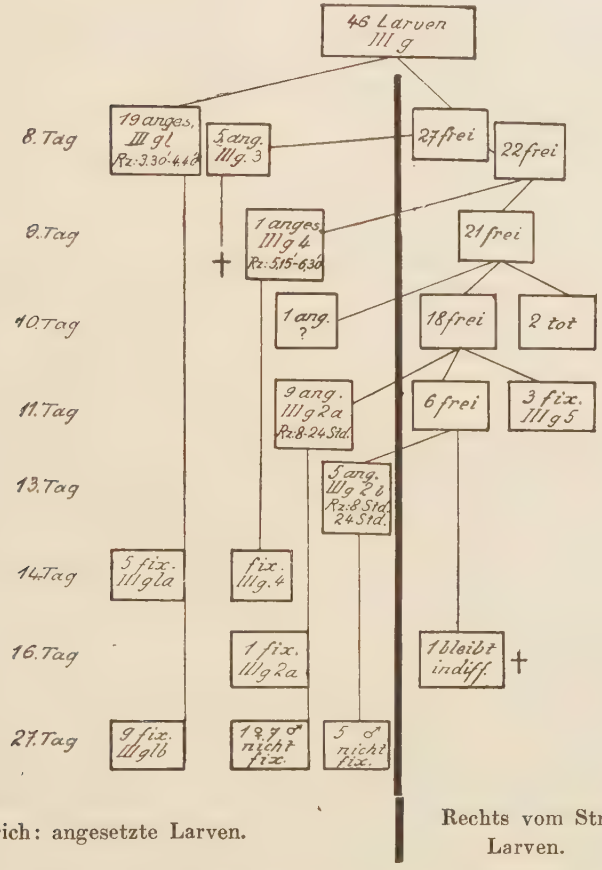
Verlauf der Zucht III.

4. Tag. Larven haben z. Teil Augen und sind ausgeschlüpft.
5. Tag. Kriechen durcheinander, schwärmen aber noch nicht.
6. Tag. Bewegung wie oben, Form länger, Augen deutlich.
7. Tag. Erste frei schwärmende Larven, die meisten aber noch in Klumpen zusammengeballt.

9. Tag. Die meisten Larven schwimmen, reagieren positiv phototaktisch. Erste Weibchen gefunden.

Am 8. Tag wird eine erste Rüsselzucht angesetzt: IIIg, am 9. Tag eine zweite: IIIL, am 14. Tag eine dritte: IIIt. Diese Zuchten werden im folgenden getrennt besprochen.

Zuchten III g. Tabelle 1.



Links vom Strich: angesetzte Larven.

Rechts vom Strich: noch freie Larven.

Die Tagesangaben beziehen sich auf das absolute Alter der Larven (von der Eiablage an gerechnet); die Angaben der Rz sind Stunden und Minuten.

Protokoll.

8. Tag.

14.15 46 Larven zu 3 Rüsselstücken

15.15 Kontrolle: 19 Larven sitzen an Rst fest.

18.45 alle abgeströmt . . . . . *III g1.* Fortsetzung S. 48.

Rüsselzeit 3 ½ - 4 ½ h.

15.45 5 neue Rst zu den restlichen Larven

17.00 Kontrolle: 5 sitzen gut

19.45 alle 5 abgeströmt . . . . . *III g3.*
starben bei der Weiterzucht.
9. Tag.
12.45 2 frische Rst zu den restlichen Larven
14.00 Nur eine hat angesetzt, wird isoliert
19.15 Larve abgeströmt . . . . . *III g4.* Fortsetzung S. 49.
Rüsselzeit 5 ¼ - 6 ½ h.
Noch beide Wimperkränze vorhanden.
10. Tag. Keine Larven setzen an.
11. Tag. 3 pulsierende Weibchen, werden fixiert . . . *III g5.*
9 Larven haben angesetzt, Zeit ungenau.
19.00 Alle abgeströmt, haben noch Wimperkränze mit
Ausnahme von zweien . . . . . *III g2a.* Fortsetzung S. 50.
Rüsselzeit ungenau 8 - 24 h.
12. Tag. Keine Larven angesetzt
13. Tag.
12.00 5 hatten angesetzt, 1 indifferente Larve tot
18.00 abgeströmt, Vorderabschnitt noch recht gross mit
leichter Entpigmentierung . . . . . *III g2b.* Fortsetzung S. 50.
Rüsselzeit minimal 6 h. sehr wahrscheinlich mehr,
maximal 1 Tag.

Die Weiterentwickung der einzelnen Untergruppen wird in folgendem getrennt beschrieben:

Weitere Entwicklung der Zucht III g 1.
Rüsselzeit 3 ½ - 4 ½ h.

14. Tag. (RA 6 Tg.) Es leben noch 17 Larven von folgendem Aussehen:
1 Tier indifferent
1 Tier mit etwas verkleinertem, hellerem Vorderabschnitt, sonst weiblich organisiert, aber ohne Vorderdarm.
15 weibliche Tiere.
5 Stück, worunter auch die indifferente Larve, werden fixiert und erhalten die Bezeichnung . . . . . *III g 1 a*

Ihre genaue *Untersuchung* am gefärbten Totalpräparat und in der Schnittserie ergibt folgendes Bild:

No. 1 - *Indifferent* mit beiden Wimperkränzen, Vorderabschnitt mit schwammartig lockerem Mesoderm, Rumpf mit engem Coelom, kein Urmundbläschen, 7 - 8 junge Spermatogeneseballen.

No. 2 - *Indifferent männlich:* Verkleinerter Vorderabschnitt, keine Wimperkränze, kein Urmundbläschen, keine Spermatogeneseballen.

No. 3 - Ein *stark weiblicher Intersex,* Vorderabschnitt etwas verkleinert, Schlundring verengt. Geräumiges Coelom mit Coelomkörpern. Darm: gut entwickelter Mitteldarm, Hinterdarm mit Lumen reicht bis nahe ans Ektoderm, doch bildet er keinen After. Kein Vorderdarm, dagegen Urmundbläschen vorhanden und auf einer Seite ganz kleine Borste. Keine Analblasen, keine Spermatogenese.

No. 4 - wie No. 3. Ein stark weiblicher *Intersex,* (vergl. Fig. 15) im Vorderabschnitt schwach vermännlicht, gehemmt. Dazu noch: After vorhanden, Analblasen als kleine Zellballen angelegt, 2 sehr kleine Borsten. Urgeschlechtszellen am Bauchmark.

No. 5 - Ganz *junges Weibchen.* Fig. 4. Vorderabschnitt (Rüssel) deutlich abgesetzt vom Rumpf. Dieser mit grossem Coelom. Darm: Vorderdarm vorhanden mit Mund,

Mitteldarm, Hinterdarm mit engem Lumen, geht bis Ektoderm, kein After. Analblasen als Zellballen angelegt, 2 kleine Borsten.

27. Tag. Der Rest der Larven der Zucht III g 1, 6 - 14, wird lebend untersucht und fixiert = ... *III g 1 b*
Die übrigen 3 sind tot.

Lebenduntersuchung :

No. 6 - 13 sind 8 *typische Weibchen* mit ausgeprägtem Kopflappen. Vorderdarm und Hinterdarm gewunden. After und grosse Analblasen vorhanden. 2 Borsten.

No. 14 - *Stark weiblicher Intersex*, weiblich wie No. 6 - 13, aber Vorderdarm fehlt, keine Spermatogenese.

Die Untersuchung der gefärbten Totalpräparate ergab nichts Neues.

Zusammenfassung der Zucht III g 1 a und b. Rüsselzeit 3 ½-4 ½ h.
Von 14 Larven wurden
1 indifferent (mit Spermatogenese)
1 indifferentes Männchen. Verkleinerter Vorderabschnitt
3 Weibchen ohne Vorderdarm (stark weibl. Intersexe)
9 typische Weibchen
3 tot.

Resultat : Bei dieser kurzen Rüsselzeit überwiegt die Entwicklung zu Weibchen.

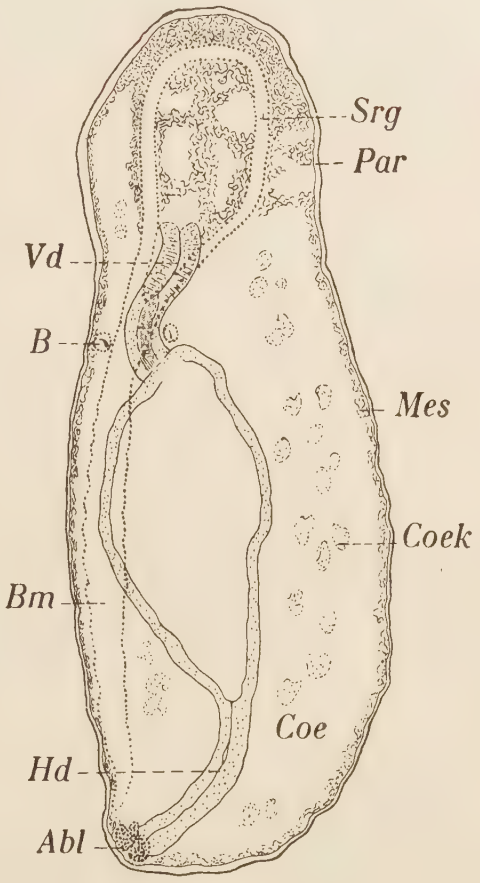


Fig. 4. III g 1 a/5 — Ganz junges Weibchen RA: 6 T. AA: 14 T. RZ 3 ½-4 ½ h. Vergr. 120 × Nach Totalpräparat.

Abl, Analblasen; *B*, Borste (2); *Bm*, Bauchmark; *Coek*, Coelomkörper; *Hd*, Hinterdarm; *Mes*, Mesoderm; *Par*, aufgelockertes Parenchym; *Srg*, Schlundring.

Weitere Entwicklung der Zucht III g 4. (1 Larve)
Rüsselzeit 5 ¼-6 ½ Stunden.

15. Tag. Die einzelne Larve wird lebend beobachtet und konserviert als Präparat weiter untersucht Ergebnis. Ein *stark weiblicher Intersex* (doch weniger stark weiblich, als die Intersexe von III g 1 a). Kopflappen verkleinert, im Leben ziemlich stark entpigmentiert, von dichtem Gewebe erfüllt, Schlundring eng, Rumpfcoelom geräumig. Darm: Kein Vorderdarm, nur kurzer Pfropf aus Zellen des Mitteldarmes, Hinterdarm ohne Lumen, reicht bis ans Ektoderm. Kein After, keine Analblasen. Urmundbläschen vorhanden, 2 Borsten, keine Spermatogenese.

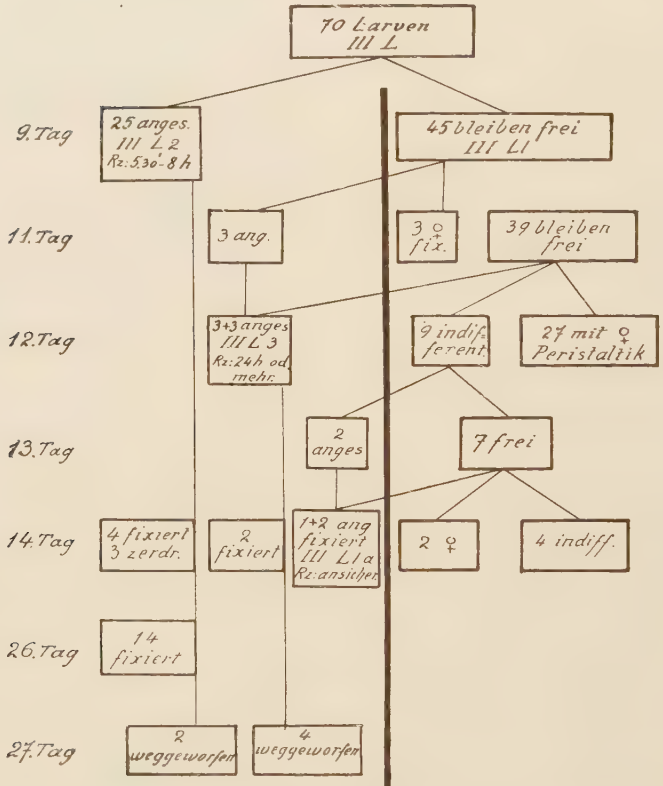
Die Zuchten III g 2 a und III g 2 b wurden wegen ungenauer RZ in dieser Arbeit nicht weiter berücksichtigt. Ich gebe die daraus resultierenden Ergebnisse nur zusammenfassend an:

III g 2 a und b

Rüsselzeit 6 (8) bis 24 h.

Aus den 14 Larven entstehen 13 Männchen, 1 Weibchen ohne Vorderdarm.

Zuchten III L. — Tabelle 2.



Links vom Strich: angesetzte Larven. | Rechts vom Strich: noch freie Larven.

Die Tagesangaben beziehen sich auf das absolute Alter der Larven.
Die Angaben über Rüsselzeit (Rz) sind Stunden und Minuten.

Protokoll.

9. Tag.

14.30 70 Larven werden zu 7 Rüsselstücken (Rst) gebracht. 5 dieser Rüsselstücke waren bereits in anderen Zuchten verwendet worden, 2 dagegen frisch abgeschnitten.

17.00 Kontrolle: Es sitzen 25 Larven fest . . . *III L 2* Fortsetzung S. 51

Die übrigen 45 Tiere werden entfernt und ohne Rst weitergezüchtet . . . . . *III L 1.*

22.30 Von den 25 Larven der Gruppe III L 2 werden mit der Pipette 23 Stück von den Rüsselstücken abgeströmt und ohne Rüssel weitergezüchtet.
Die Rüsselzeit der Larven III L 2 beträgt also 5 ½ - 8 h.
2 Larven liessen sich nicht ablösen und wurden weggeworfen.

23.00 Zu III L 1 (45 Stück) werden 3 neue frische Rst gegeben.

10. Tag. Keine Larven angesetzt, dagegen haben 15 Larven bereits ihre Wimperkränze rückgebildet, 4 neue Rst dazu.

11. Tag. 3 Larven sitzen an einem Stück, 3 pulsierende deutliche freie Weibchen werden fixiert. 39 Larven bleiben frei.
Die Rst werden entfernt.
Abends nochmals 3 neue Rst dazu.

12. Tag.

11. 30. 6 Larven sitzen und werden sogleich abgeströmt = *III L 3.* Fortsetzung S. 55 *Rüsselzeit 24 h oder mehr.*
27 Larven zeigen deutlich weiblichen Puls und werden entfernt. 9 sind noch indifferent. Dazu kommen 3 neue Rst.

13. Tag. 2 Larven sitzen und bleiben an Rüssel, 7 sind frei, zu diesen 6 kleinere Rst zugesetzt.

14. Tag. Im ganzen sitzen 3 Larven (an 1 Rst 2, an 1 Rst 1 Tier), werden abgeströmt und sogleich ohne Lebenduntersuchung fixiert = . *III L 1 a.*
Wird nicht untersucht.
2 weitere Tiere mit weibl. Puls entfernt, 4 Larven indifferent.

17. Tag. Von diesen 4 indifferenten Larven sitzen 2. Es sind ablösungsreife männliche Larven mit entpigmentiertem, verkürztem Vorderabschnitt.
1 freies, drittes Tier ist schwach intersex, 1 Larve indifferent. Alle fixiert.

Die Weiterentwicklung und Beobachtung der Larven von III L 2 und III L 3 ist in den folgenden Abschnitten besonders beschrieben.

Weitere Entwicklung der Zucht III L 2. (23 Larven).

Rüsselzeit 5 ½ - 8 Stunden.

12 Tag. (*AA*) (RA 3 Tage) Lebenduntersuchung: Die Larven sind meist noch indifferent, einige mit verkleinertem, entpigmentiertem Vorderende. Alle zeigen schwachen Puls.

14. Tag. (RA 5 Tage) Lebenduntersuchung: Die Tiere können in 3 Gruppen geordnet werden.

a) Männlich intermediärer Typus mit mehr oder weniger entpigmentiertem Vorderende, kriechen träge herum oder sitzen fest.

b) Weiblicher Typus, mit stärkerer spontaner Peristaltik. Vorderabschnitt wie bei a.

c) Mehr indifferent.

4 Tiere werden wahllos aus a - c konserviert, Rest lebt weiter.

Spätere Untersuchung dieser 4 konservierten Tiere.

No. 1 - Von *indifferentem Typus* mit einzelnen Ballen junger Spermatogenese. Wimperkränze fehlen.

No. 2 - Ein *stark weiblicher Intersex.* Fig. 5. Der Rumpf ist weiblich, mit geräumigem Coelom und geringem, dem Ektoderm anliegenden Mesoderm. Der Vorderabschnitt hat teilweise männlichen Einschlag, ist kurz, zugespitzt und mit lockermaschigem Parenchym erfüllt.
Darm: Mitteldarm normal, Hinterdarm schlauchförmig, ohne Lumen, reicht bis

ans Ektoderm, ohne jedoch mit diesem zu verschmelzen, also auch kein After. Am Vorderende des Mitteldarmes ein kurzer, nach vorn ziehender Strang. (Anlage des Dorsalgefässes) Kleines Urmundbläschen, nahe am Ektoderm, sehr kleine Borste nur auf einer Seite. Am Bauchmark einzelne Urgeschlechtszellen, keine Analblasen, keine Spermatogeneseballen.

No. 3 - *Stärker indifferenter weiblicher Intersex.* Fig. 6. Vorderabschnitt von ungefähr indifferenter Grösse, mit ziemlich dichtem Parenchym, Coelom geräumig, mit geringem wandständigem Mesodermbelag.
Darm: grosser Mitteldarm mit kurzem, deutlich abgesetztem Hinterdarm, der bis dicht an das Ektoderm reicht. Kein After, keine Analblasen, kein Vorderdarm. Ein kleines Borstensäckchen noch ohne Borste, einzelne Spermatogeneseballen.

No. 4 - *Stark indifferenter weiblicher Intersex.* Deutliche, weibliche Peristaltik, sehr kleiner, entpigmentierter (männlicher) Vorderabschnitt, keine Spermatogenese, Urmundbläschen vorhanden, Mitteldarm gross, kein Hinterdarm, keine Analblasen.

26. Tag. (RA 17 Tage) *Letzte Untersuchung* der lebenden und nachher konservierten Tiere.

No. 5-15 sind *typische Männchen* mit gut entwickelten, Spermien enthaltenden Samenschläuchen. Im engen Coelom zahlreiche Spermatogeneseballen, auch Spermienbündel.

No. 16 - Ein Tier von rein *männlichem Typus*, aber mit doppeltem Samenschlauch, beide enthalten Spermien.

No. 17 - *Stark weiblicher Intersex* (ähnlich III L 2/2).
Rumpf mit grossem Coelom, grossen Borsten. Analblasen und Hinterdarm. Der Vorderdarm fehlt, keine Spermatogenese.

No. 18 - *Stark weiblicher Intersex* (vergl. Fig. 16).
Deutlicher Kopflappen, Rumpf aufgebläht mit grossem Coelom.

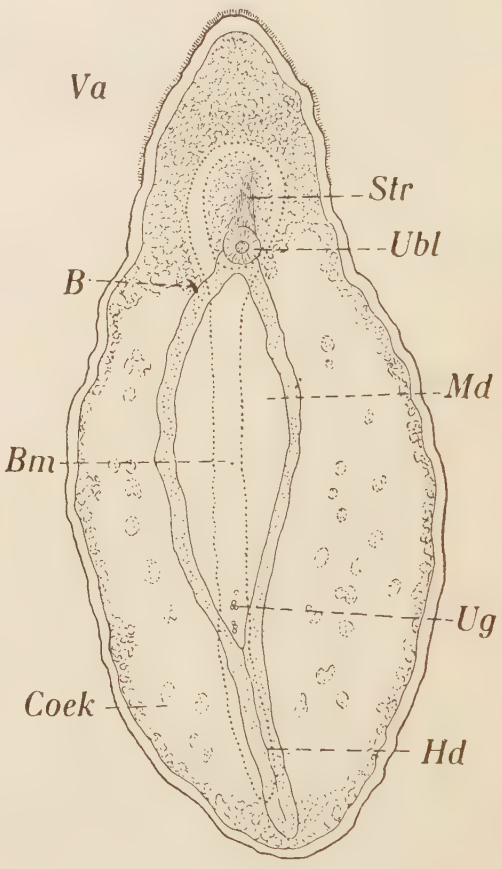


Fig. 5. III L 2/2. — Stark weiblicher Intersex.
RA: 5 T.
AA: 14 T. RZ. 5,30-8 h.
Nach Totalpräparat. Vergr. 120 ×

B, Borste; *Bm*, Bauchmark; *Coek*, Coelomkörper; *Hd*, Hinterdarm; *Md*, Mitteldarm; *Str*, Strang; *Ubl*, Urmundbläschen; *Ug*, Urgeschlechtszellen; *Va*, Vorderabschnitt.

Darm: Grosser Mitteldarm, stark gewundener Hinterdarm, der sich ans Ektoderm anlegt. After durchgebrochen. Kein Vorderdarm, dagegen (in Fig. nicht gezeichnet) am Grunde einer kleinen Mundbucht eine kurze, ektodermale Einwucherung, die als Vorderdarmanlage aufgefasst verden kann, offenbar ohne Beteiligung des Urmundbläschens. 2 grosse Borsten, gut entwickelte Analblasen. Urgeschlechtszellen in Klümpchen am Bauchmark, keine Spermatogenese.

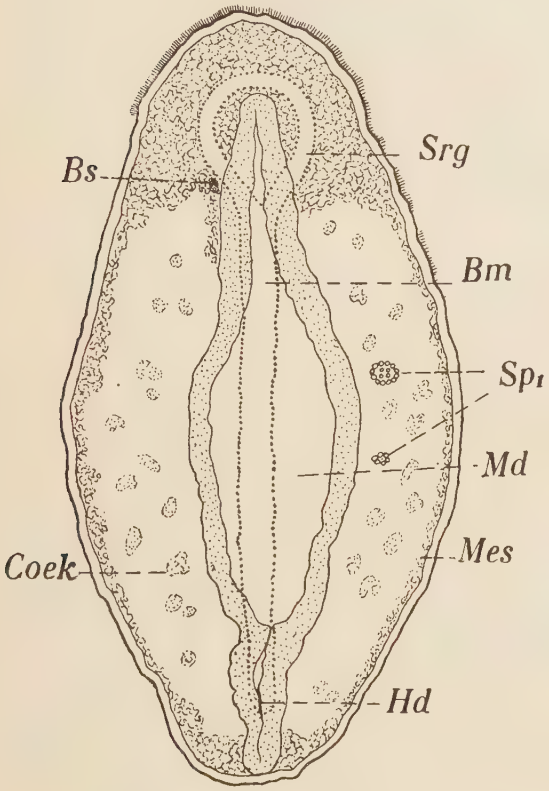


Fig. 6.

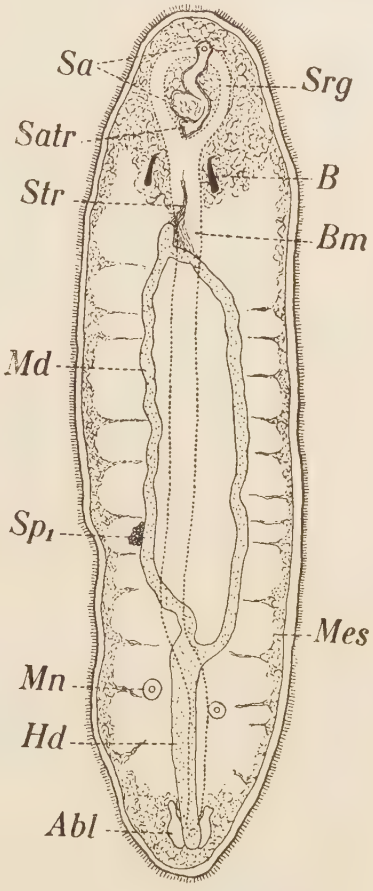


Fig. 7.

Fig. 6. III L 2/3. — Stärker indifferenter Intersex. RA: 5 T. AA: 14 T. RZ: 5.30 - 8 h.

Nach Totalpräparat. Vergr. 150 ×

Bm, Bauchmark; *Bs*, Borstensäckchen; *Coek*, Coelomkörper; *Hd*, Hinterdarm; *Md*, Mitteldarm; *Sp*$_1$, Spermatogenese; *Srg*, Schlundring.

Fig. 7. III L 2/19. — Stark gemischter Intersex. AA: 26 T. RA: 17 T. RZ. 5.30 - 8 h.

Nach Totalpräparat. Vergr. 150 ×

Abl, Analblasen; *B*, Borsten; *Bm*, Bauchmark; *Hd*, Hinterdarm; *Md*, Mitteldarm; *Mn*, Metanephridien; *Mes*, Mesoderm; *Sa*, Samenschlauch; *Satr*, sein Trichter; *Str*, Strang; *Srg*, Schlundring; *Sp*$_1$, jüngere Spermatogenese-Stadien.

No. 19 - *Stark gemischter Intersex.* Fig. 7.

Aeussere Form männlich, Vorderabschnitt verkürzt, Schlundring verengt. Rumpf mit dichtem Mesoderm, das zahlreiche schmale Coelomtaschen umschliesst. Im

Schlundring kleiner, aber gut ausgebildeter Samenschlauch mit Spermien. Ein einziger Ballen früher Spermatogenese im Coelom. Der Mitteldarm ist weiblich; Hinterdarm deutlich abgesetzt mit sehr engem Lumen. Legt sich dicht ans Ektoderm, bildet aber keinen After. 2 deutliche Analblasen, jede mit kleinem Trichter. Am Bauchmark einzelne Urgeschlechtszellen. Vorderdarm ist nicht vorhanden. 2 grosse Borsten, von denen die eine bereits das Ektoderm durchstossen hat.

No. 20 - *Sehr ähnlich No. 19* (vergl. Fig. 17). Rumpf langgestreckt. Vorderabschnitt verkürzt, mit aufgelockertem Mesoderm, Schlundring eng. Rumpf-Mesoderm mit vielen Coelomtaschen. Im Schlundring kleiner funktionierender Samenschlauch (enthält Spermien). Im Coelom wenige Ballen junger und alter Spermatogenese-Stadien. Am Bauchmark kleine Klumpen von Urgeschlechtszellen (Fig. 33). Der Darm zeigt wieder einen Hinterdarm mit engem Lumen, aber keinen Vorderdarm. Eine Analblase mit grossem Trichter (etwas blasig), 2 grosse Borsten, die beide das Ektoderm durchstossen haben.

Fassen wir die Erscheinungen der Zucht III L 2 zusammen, so kommen wir zu folgendem *Ergebnis:*

Aus 23 Larven wurden nach einer 5 ½ - 8 stündigen Rüsselzeit:

12 typische Männchen (eines mit doppeltem Samenschlauch)
2 stark gemischte Intersexe
1 stärker indifferenter Intersex
3 stark weibliche Intersexe, mehr oder weniger gut entwickelte Weibchen ohne Vorderdarm
2 bleiben indifferente Larven
3 Männchen wurden bei der Untersuchung zerdrückt.

Ein Rüsselparasitismus von 5 ½ - 8 h war schon wirksam genug, um, auch bei längerer freier Weiterzucht, ein Auftreten ganz reiner Weibchen zu verhindern. Er erzeugt einen ziemlich hohen Prozentsatz von Intersexen.

Weitere Entwicklung der Zucht III L 3.

Rüsselzeit 24 h oder mehr.

14. Tag.: 1. Untersuchung:

Alle 6 Stücke leben gut, keines mit weiblichem Puls, alle flach am Boden, bis auf eines, das ringelnde, typisch männliche Bewegungen ausführt.

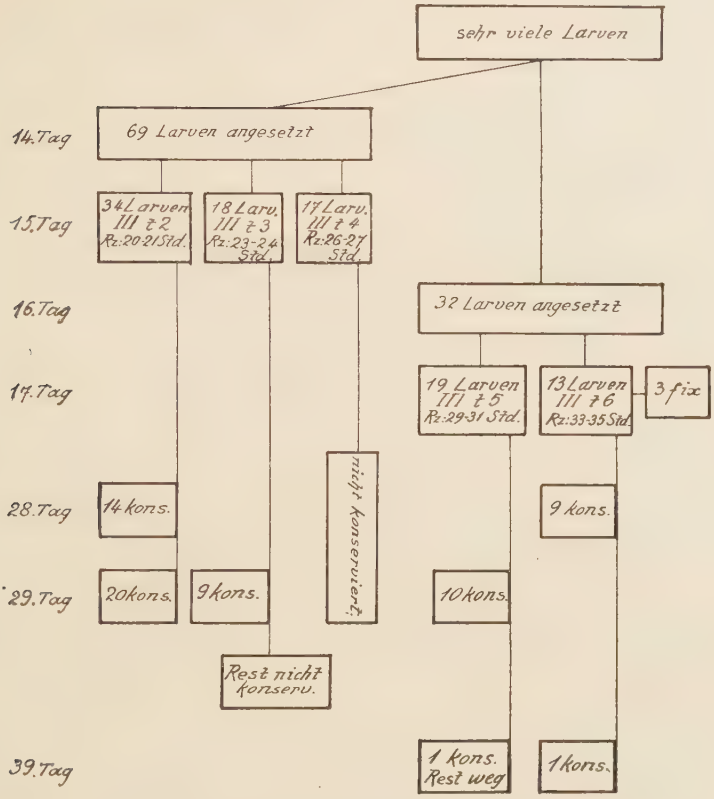
2 fixiert. 4 leben weiter.

27. Tag. Zweite, letzte Untersuchung:

Alle 6 sind typische Männchen mit gut entwickeltem Samenschlauch und Spermien in den Coelomtaschen.

Nach den Erfahrungen aus III L 2 war zu erwarten, dass hier nur reine Männchen auftreten würden.

Zuchten III t. Tabelle 3.



Die Tagesangaben beziehen sich auf das absolute Alter. Die Angaben über Rüsselzeit (Rz) sind Stunden:

Protokoll.

14. Tag.

16.45 4 Rüsselstücke zu sehr vielen schwärmenden Larven.

18.45 Kontrolle: Es sitzen Larven an allen Stücken gut fest. Insgesamt etwa 69 Stück. Der Rest der schwärmenden Larven wird entfernt.

15. Tag.

14.45 Es werden 34 Larven abgeströmt (zum grössten Teil von einem Rst) . . . . . *III t 2* Forts. S. 56
Rüsselzeit 20 - 21 Stunden.
Beide Wimperkränze sind verschwunden, Kopfepidermis ist noch pigmentiert.

17.00 18 Larven abgeströmt, ohne Wimperkränze, Kopfteil randlich entpigmentiert . . . . . *III t 3* Forst. S. 56
Rüsselzeit 23 - 24 Stunden.

19.45 17 Larven abgeströmt. Aussehen wie oben . . . . *III t 4* Forts. S. 57
Rüsselzeit 26 - 27 Stunden.

16. Tag.

10.30 Sehr viele Larven zu 11 neuen Rüsselstücken.

12.15 Kontrolle: 32 Larven sitzen gut fest.

17. Tag.

17.30 19 Larven abgeströmt, ohne Wimperkränze, Kopfepidermis nicht völlig entpigmentiert . . . . . *III t 5* Forts. S. 57

Rüsselzeit 29 - 31 Stunden.

22.00 13 Larven abgeströmt, Kopfteil ganz entpigmentiert.

3 fixiert, nicht untersucht.

Rüsselzeit 33 - 35 Stunden.

Rest lebt weiter als . . . . . *III t 6* Forts. S. 57

18. Tag. Die noch übrigen Larven zeigen alle ein gleichmässig indifferentes Aussehen. Nur 2 Tiere haben verkleinertes, entpigmentiertes Vorderende, zeigen also einen ersten, spontan auftretenden männlichen Einschlag. (Dagegen treten die ersten Weibchen in derselben Zucht schon am 9. Tag auf).

Wir wenden uns nun der Besprechung der einzelnen Zuchten zu:

Weitere Entwicklung der Zucht III t 2 (34 Larven)

Rüsselzeit 20 - 21 Stunden.

28. Tag. (RA 13 Tage) Von den 34 Tieren werden 14 bei starker Vergrösserung lebend untersucht und dann fixiert. Die *Lebenduntersuchung* lässt 2 Gruppen erkennen, unterschieden durch den mehr oder weniger starken Männlichkeitsgrad:

1. Gruppe: 6 typisch männlich entwickelte Larven mit spermienhaltigem Samenschlauch, reicher Spermatogenese, dichtem Mesoderm.

2. Gruppe: 8 Männchen, äusserlich typisch wie vorige, jedoch mit kleinem, leerem Samenschlauch. Wenig Spermatogenese im Coelom.

Die *Untersuchung der gefärbten und geschnittenen Objekte* bestätigt diesen Befund in allen Teilen.

20 Larven leben weiter.

29. Tag. Diese letzten 20 Larven wurden lebend untersucht und teilweise fixiert, zum Teil später gefärbt und geschnitten. Wir finden darunter:

14 normale Männchen mit funktionsfähigem Samenschlauch mit Spermien. Ihr Mesoderm ist männlich ausgebildet und umfangreich. Der Darm ist männlich (nur Mitteldarm). Sie haben reiche Spermatogenese und reife Spermien.

4 Männchen mit kleinem, leerem Samenschlauch und wenig Spermien im Coelom.

1 letzter Fall verdient besonderer Erwähnung:

No. 19. - (Fig. 19). Es ist ein Männchen mit grossem, leerem Samenschlauch, männlichem Darm und Mesoderm, reicher Spermatogenese und vielen reifen Spermien. Auf einer Seite hat sich eine grosse Borste entwickelt.

1 Tier verloren.

Weitere Entwicklung der Zucht III t 3 (18 Larven)

Rüsselzeit 23 - 24 Stunden.

29. Tag. (RA 14 Tage) 17 Larven werden lebend genau untersucht, einzelne dann noch fixiert und später eingehend bearbeitet. Es zeigt sich folgendes Resultat:

10 *typische Männchen* mit gut entwickeltem, vollem Samenschlauch.

5 *Männchen* wie vorige, nur ist die Spermatogenese nicht so weit fortgeschritten, der Samenschlauch infolgedessen noch leer.

2 Tiere weichen ab, wie folgt:

No. 16 - Ein gut entwickeltes Männchen mit allen typischen Eigenschaften, besitzt aber *2 Samenschläuche*, die in einen gemeinsamen Ausführgang münden. Beide Schläuche haben Trichter und enthalten wenige Spermien. (vergl. Fig. 25).

No. 17 - Ebenfalls ein gut entwickeltes Männchen mit abnormem Samenschlauch. Dieser

besitzt ausser dem normalen Trichter, vorn neben der Ansatzstelle des Ausführganges noch einen 2. nach hinten gebogenen Trichter. Beide zeigten im Leben deutliche Flimmerung. (vergl. Fig. 27).
1 Tier ist tot.

Weitere Entwicklung der Zucht III t 4 (17 Larven).
Rüsselzeit 26 - 27 Stunden.

28. Tag. (RA 13 Tage) Die Larven wurden nur lebend untersucht mit folgendem Resultat:
Von 17 Larven sind:
9 typische Männchen mit spermienhaltigem Samenschlauch
3 Männchen mit grossem, leerem Samenschlauch, Spermatogenese im Coelom.
5 tot.

Weitrre Entwicklung der Zucht III t 5 (19 Larven).
Rüsselzeit 29 - 31 Stunden.

29. Tag. (RA 13 Tage) Die 19 Larven werden zuerst lebend untersucht, dann werden 10 konserviert und später bearbeitet. Der Rest wird weggeworfen.
Wir können folgende Typen unterscheiden:
4 *normale Männchen* mit Spermatogenese und reifen Spermien im Samenschlauch.
10 weitere *Männchen*, jedoch mit leerem, verschieden grossem Samenschlauch. Dieser ist ausserdem bald langgestreckt, bald kurz knollig. Ausserdem fehlt am Darm das typische pfropfartige Hinterende.
3 abweichende Fälle:

No. 15 - Ein Männchen mit kleinem leerem, gut entwickeltem Samenschlauch. Spermatogenese und Spermien im Coelom. Das Mesoderm ist aber stellenweise wandständig und aufgelockert: *nicht* r e i n männlich.

No. 16 - Ein Männchen mit typischem Bauchmark und Samenschlauch, dieser ist leer. Der Rumpf ist blasig aufgetrieben, wie bei einem Weibchen, aber wahrscheinlich abnorm. Mesoderm schwach entwickelt. Darm ist nicht festzustellen. Keine freien Spermatogenesestadien; am Bauchmark (Bauchgefäss) sitzen Urgeschlechtszellen. Trotz der äusseren weiblichen Form sind keine weiblichen Organe zu finden.

No. 17 - Schönes, normales Männchen mit doppeltem Samenschlauch. Beide Säcke mit Trichter, aber leer. Gemeinsamer Ausführgang. Wenig Spermatogenese. (vergl. Fig. 26).

2 Larven sind tot.

Weitere Entwicklung der Zucht III t 6. (13 Larven; davon 3 als indifferente Larven fixiert).
Rüsselzeit 33 - 35 Stunden.

28. Tag. (RA 12 Tage) 10 Larven wurden bei starker Vergrösserung nur lebend untersucht. Die Resultate (Baltzer) sind zusammengefasst folgende:
3 typische *Männchen*, mit grossem spermiengefülltem Samenschlauch.
7 weitere *Männchen*, Samenschlauch wechselnd gross, oft knollig dick, immer leer. Trichter teilweise in Funktion. Wenig Spermatogenese.
1 Tier dieser Gruppe lebt weiter bis zum 39. Tag.

39. Tag. (RA 23 Tage) Dieses *einzelne Tier hat seinen Samenschlauch von knolliger Form beibehalten.* Er besitzt Trichter und langen Ausführgang, ist aber leer. Nur wenig Spermatogenese, keine Spermien. Keine weiblichen Organanlagen.

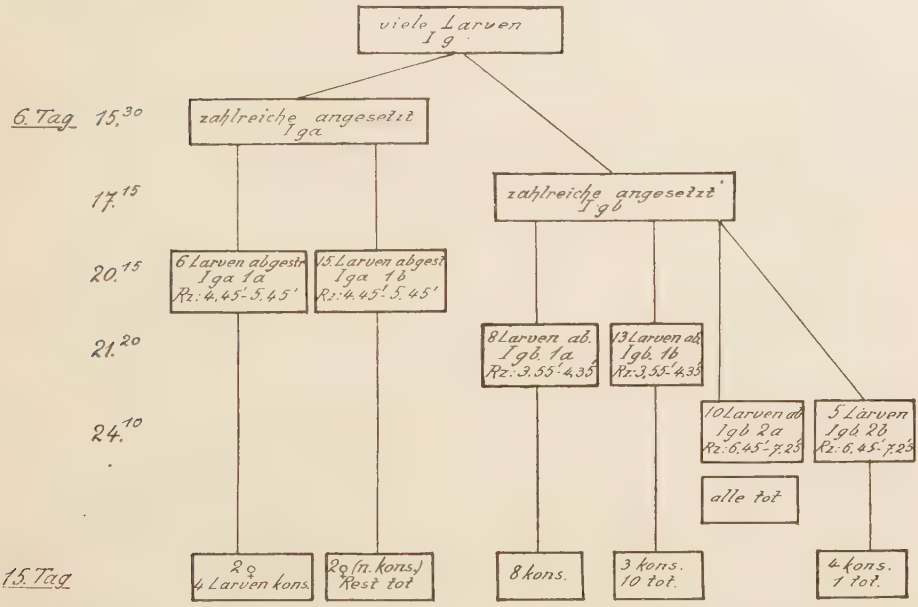
Zusammenfassung der Resultate aus III t.

1. Die 101 Larven, die am Rüssel 20-35 Std. parasitiert haben, lassen sich in folgendem Zahlenverhältnis gruppieren :
   a) 46 typische Männchen mit grossem, Spermien enthaltendem Samenschlauch : « reife Männchen ».
   b) 36 Männchen mit mehr oder weniger grossem, leerem Samenschlauch und verminderter Spermatogenese : « Unreife männliche Tiere ».
   c) 3 Männchen mit doppeltem Samenschlauch (abnorme Bildung, die bisher nur bei unternormaler Rüsselzeit auftrat).
   d) 3 Männchen, die neben dem leeren Samenschlauch ein mehr oder weniger aufgelockertes Mesoderm zeigen (ganz schwache Verschiebung eines Gewebes nach der weiblichen Seite hin).
   e) 1 Männchen mit einer Borste (typisch weibliches Merkmal).
   f) 0 Weibchen.
   89 Larven (+ 9 tot + 3 als Larven fixiert).

2. Hinsichtlich des Geschlechts ist das Resultat eindeutig, wie es ja auch bei der relativ langen Rüsselzeit von 21-35 h zu erwarten war. In allen Kulturen ist eine deutliche, stark männlich bestimmte Entwicklungsrichtung vorhanden.
3. Stellen wir den 46 « reifen » Männchen die 43 (aus *b*, *c*, *d*, *e*) « unreifen » entgegen, so erhalten wir ungefähr das Zahlenverhältnis 1:1. Die eine Hälfte scheint schwerer vermännlicht worden zu sein. Ich möchte daraus nicht eine genetische Verschiedenheit des Larvenmaterials ableiten, da bei Versuchsbeginn schon zahlreiche Larven in peristaltischer Bewegung, also weiblich determiniert waren, und damit eine natürliche Selektion nach der weiblichen Richtung schon stattgefunden hatte. (vergl. S. 75).
   Der erwähnte Unterschied lässt sich meines Erachtens eher darauf zurückführen, dass die Zucht sehr spät angesetzt wurde, somit für viele Larven die optimale Zeit des Anheftens an den Rüssel bereits überschritten war, was zu einer nicht vollständigen oder erschwerten Vermännlichung führen könnte.
4. Es muss schliesslich auffallen, dass die beiden Gruppen III t 5 und 6, deren Larven doch länger als die der Bruderzuchten III t 2-4 am Rüssel parasitiert haben, fast durchwegs ein weniger männliches Aussehen zeigen, dass darunter Tiere auftreten, die wir als Kümmermännchen bezeichnen. Da es Tiere desselben Laichs sind, die unter ungefähr gleichen Bedingungen gezogen wurden, scheint hier ein unbekannter Faktor mitgespielt zu haben.
   Ob wir ihn in der Wirkung verschiedener Rüsselstücke oder im Zeitpunkt

des Ansetzens oder in einer unbemerkten Selektion des Materials zu suchen haben, kann nicht klar gestellt werden.

Zuchten I g (a und b). Tabelle 4.
(1927).



Material [1]: Am 24. August wurde eine grössere Anzahl schwärmender Larven gefunden. Typisch grün, mit beiden Wimperkränzen und deutlichen Augenflecken. Das Alter dürfte in Rücksicht auf die Ausbildung der Larven und das Erscheinen erster Weibchen auf etwa 6 Tage angegeben werden. Als Datum der Eiablage kommt somit der 18. August in Betracht. Die Larven wurden sofort zu Versuchen verwendet.

Versuchsanordnung: vergl. Tabelle 4, (S. 59).

6. Tag.

14.30 Ca. 500 Larven werden zu 3 Rüsselstücken gegeben. Alle 3 werden gut besetzt.

15.30 Die Rst werden herausgenommen und stark herumgewirbelt. Weiterzucht in Schale ohne schwärmende Larven . . *I g a.*

16.45 3 neue Rst zu den restlichen freien Larven.

17.25 An allen Stücken sitzen Larven fest. Die Rst werden gewirbelt und von den schwärmenden Larven isoliert . . *I g b.*

20.15 Von I g a werden vom selben Rst 2 Serien abgeströmt und, jede für sich, weitergezüchtet.
Zuerst 6 Larven: . . . . . I g a 1a Forts. S. 60
dann 15 » : . . . . . I g a 1b Forts. S. 62
Rüsselzeit 4.45 h - 5.45 h

21.20 Von der Zucht I g b werden von *einem* Rst ebenfalls 2 Serien abgeströmt und jede für sich weitergezüchtet.

[1]) Dieses Larvenmaterial wurde freundlicherweise von Prof. Herbst in Neapel zur Verfügung gestellt.

Zuerst 8 Larven: . . . . . *I g b 1a.* Forts. S. 62
dann 13 » : . . . . . *I g b 1b.* Forts. S. 65
Rüsselzeit: 3.55 h - 4.35 h

24.10 Von I g b werden noch einmal 2 Serien abgeströmt und für sich weitergezüchtet.
Zuerst 10 Larven: . . . . . *I g b 2a* gestorben
dann 5 » : . . . . . *I g b 2b.* Forts. S. 66
Rüsselzeit: 6.45 h - 7.25 h.

Am gleichen und an den folgenden Tagen wurde die Stammkultur I g von Prof. Herbst und ebenso eine Larvenportion I B aus dem gleichen Laich auf junge Weibchen untersucht.

	I g	I B
6. Tag.	Schwärmende indifferente Larven, keine Weibchen.	Unter ca. 300 schwärmenden Larven noch keine Weibchen.
7. Tag.	noch keine Weibchen, aber einige Zeichen von Kontraktionen.	wie oben.
9. Tag.	2 Weibchen.	2 Weibchen.
11. Tag.	2 »	keine neuen Weibchen.
12. Tag.	Neben 60 indifferenten Larven 10 Weibchen.	Neben 140 indiffer. Larven 48 Weibchen, viele Larven gestorben.
14. Tag.		ca. 80 Weibchen, (einschliesslich derjenigen vom 12. Tag.).

Die verschiedenen Zuchten von I g a und b werden gesondert weiter betrachtet. Ueber die experimentelle Verwertung der portionenweisen Ablösung der Larven vom Rüssel siehe Seite 74. Die zuerst vom Rüssel sich ablösenden Tiere waren schwächer festgeheftet als die in der zweiten Portion sich ablösenden Individuen. Ein Vergleich der Entwicklung der beiden Portionen muss also ergeben, ob die Festigkeit der Anheftung einen Einfluss auf die Vermännlichung hat.

Weitere Entwicklung der Zucht I g a 1 a *vergl. S. 59 unten.*
6 Larven, Rüsselzeit 4.45 h - 5.45 h.

7. Tag. (RA 1 Tg) 2.40.
Lebend-Untersuchung: 4 Larven mit beiden Wimperkränzen.
2 Larven mit 1 W. kr., der andere rückgebildet.

9. Tag. (RA 3 Tg) 18.00.
Lebend-Untersuchung: 4 Larven indifferent
1 schwach weibl. Coelom
1 weiblich

15. Tag. (RA 9 Tg) 17.00.
Lebend-Untersuchung: 2 Tiere sind typische Weibchen und werden nicht konserviert.
4 Tiere werden fixiert und später bearbeitet.

Hier die Ergebnisse:

No. 1 - Ein *stark weiblicher Intersex.*
Grosses, aufgeblähtes Coelom mit wandständigem, niedrigem Parenchym, Mitteldarm mit kurzem, geradem Hinterdarm. Dieser reicht bis dicht unter das Ektoderm. After noch nicht durchgebrochen, 2 kleine Analblasen in Anlage. Kein Vorderdarm. Dorsaler Gefässtrang (vom Vorderende des Mitteldarms zur Basis des Kopflappens; weibliche Bildung). 1 kleine Borste, (der Partner der Gegenseite fehlt). Bauchmark und Schlundring weiblich, 2 Gruppen von Urgeschlechtszellen am Bauchgefäss, keine Spermatogenese.

No. 2 - *Sehr stark weiblicher Intersex.* Fig. 8. Wie No. 1, aber After und 2 kleine Analblasen mit Lumen vorhanden. Vorderdarm vorhanden, doch ohne Mund, *keine* Borsten, (erst kleine Borstensäckchen). Weder Urgeschlechtszellen am Bauchmark noch Spermatogenese.

No. 3 - *Ein indifferent - weibliches Tier.*
Form der indifferenten Larve, grosser Vorderabschnitt. Parenchym umfangreich, gleichmässig schwach aufgelockert. Mitteldarm nicht zu sehen, ausgenommen am analen Ende. After vorhanden und ganz junge, kompakte Anlagen von Analblasen. Eine kleine Borste, Urmundbläschen, keinerlei Urgeschlechtszellen, auch keine Spermatogenese.

No. 4 - *Schwach weibliches Tier mit etwas vermännlichtem, verkleinertem Vorderabschnitt.* Mesoderm dicht, in Mittelpartie schwach aufgelockert. Stark eingeschnürter Mitteldarm, der sich ohne typischen Hinterdarm ans Ektoderm anlegt, kein After, sehr junge Stadien von Analblasen. Kein Vorderdarm, kurzer Gefässtrang, keine Borsten, keine Urgeschlechtszellen.

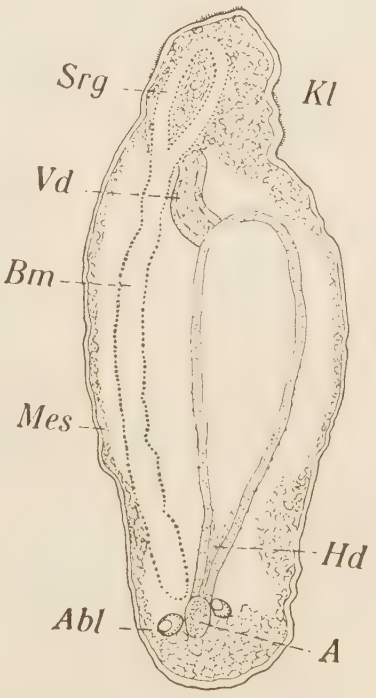


Fig. 8. I g a 1a/2. — Sehr stark weiblicher Intersex. AA. 15 T. / RA. 9 T. RZ. 4.45 - 5.45. Nach Totalpräparat. Vergr. 115 ×
A, After; *Abl*, Analblasen; *Bm*, Bauchmark; *Hd*, Hinterdarm; *Kl*, Kopflappen; *Srg*, Schlundring; *Vd*, Vorderdarm; *Mes*, Mesoderm.

Gruppieren wir die 6 Larven nach steigender, weiblicher Entwicklung:

No. 4 - vermännlichter Vorderabschnitt, Vorderdarm unterdrückt.
No. 3 - indifferent weiblich, doch mit Borste, After, Analblasen.
No. 1 - und 2. stärker weiblich. No. 1: Coelom, Analblasen, Borste.
No. 2: Vorderdarm, Analblasen, After, doch keine Borsten.
Ausserdem 2 typische Weibchen.

Wir sehen, wie verschieden die einzelnen Larven bei gleicher Rüsselzeit und gleichen Zuchtverhältnissen reagieren. Doch ist die allgemeine Tendenz nach weiblicher Richtung unverkennbar.

Weitere Entwicklung der Zucht I g a 1 b.

15 Larven; Rüsselzeit *gleich* wie bei I ga 1a, 4.45 - 5.45 Stunden.

7. Tag. (RA 1 Tag.) 2.40

Lebend - Untersuchung: 4 Larven mit 2 Wimperkränzen
5 Larven nur mit hinterem Wimperkranz
2 Larven ohne Wimperkränze
Rest nicht untersucht.

8. Tag. (RA 2 Tage) 18.40

Lebend - Untersuchung: Alle Tiere mit normal grünem Vorderabschnitt
3 Larven mit 2 Wimperkränzen
1 Larve mit hinterem Wimperkranz
7 Larven ohne W.kränze, ohne Puls
3 Larven ohne W.kränze, aber mit weiblicher Peristaltik
1 Larve mit vermännlichtem Vorderabschnitt.

9. Tag. (RA 3 Tage) 18.00

Lebend - Untersuchung: 1 Larve mit 2 W.kränzen
3 Larven mit hinterem W.kranz
4 Larven ohne W.kranz und ohne Puls.
6 Larven mit deutlicher, weiblicher Peristaltik = 40 %
1 Larve zeigt stark männlichen Vorderabschnitt.

15. Tag. Es leben nur noch 2 weibliche Larven.
Die Sterblichkeit war sehr gross. Aus I g a 1b ist nichts konserviert worden.

Weitere Entwicklung der Zucht I g b 1 a.

8 Larven, Rüsselzeit 3.55 - 4 35 Stunden.

Tabellarische Zusammenstellung der 3 ersten Untersuchungen.

Larven mit:	*2 W. kränzen* ganz indiff.	*1 W. kranz*	*0 W. kranz*	*weibl. Puls*
7. Tag. (RA 1 Tg.)	6	2		
8. Tag. (RA 2 Tg.)	5	1	2	
9. Tag. (RA 3 Tg.)	4	1	2	1

14/15. Tag. (RA 8/9 Tage) Letzte Untersuchung:
Die 8 Larven wurden unmittelbar nach der letzten Lebendbeobachtung fixiert. Leider sind beim Transport 4 Tiere (No. 3, 4, 5, 8) verloren gegangen, so dass ich von diesen nur den Befund der Lebenduntersuchung angeben kann. Dies betrifft:

No. 3 u. 8 - *Stark weibliche Tiere* mit deutlich abgesetztem Vorderabschnitt. Coelom gross, Borsten und Vorderdarm vorhanden, ebenso Hinterdarm. Analblasen in Anlage, keine Spermatogenese.

No. 5 - Ein stark *weiblicher Intersex*, Vorderabschnitt männlich. Kein Vorderdarm, ganz kleine Borsten, keine Spermatogenese.

No. 4 - Nicht untersucht, drohte sich zu zersetzen.

Die übrigen 4 Larven wurden später am gefärbten Totalpräparat und in der Schnittserie noch genau revidiert. Die Beschreibung fasst die Beobachtungen am lebenden und konservierten Objekt zusammen:

No. 1 - *Stark weiblicher Intersex.* Fig. 9. 2 kleine Borsten (Fig. 30), Urmundbläschen und Mundbucht sind zu Vorderdarm vereinigt (vergl. Fig. 22), ohne Verbindung mit Mitteldarm. Dorsal - Gefässtrang vorhanden (nicht gez.) Mitteldarm stark eingeschnürt, Hinterdarm kurz, mit Lumen, reicht bis an das Ektoderm, das sich

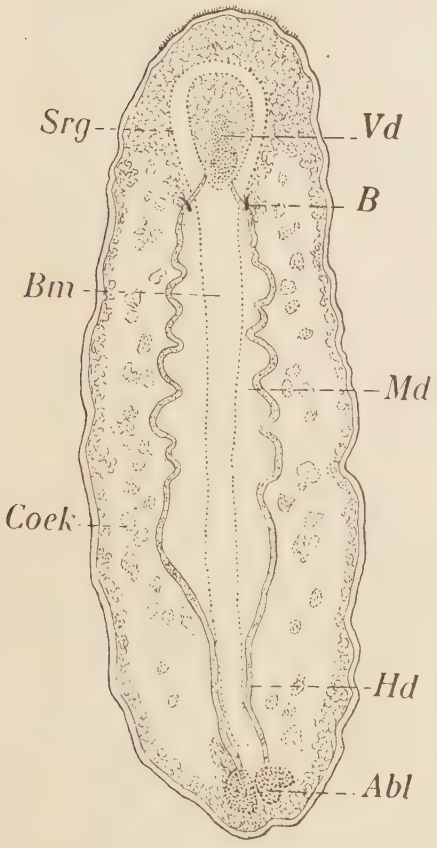


Fig. 9.

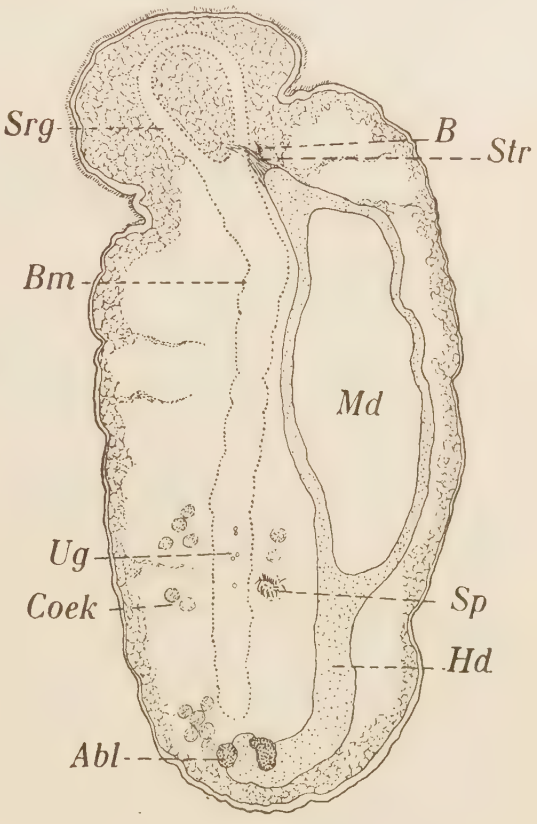


Fig. 10.

Fig. 9. I g b 1 a/1. — Stark weiblicher Intersex. AA : 14/15 T. / RA : 8/9 T. RZ : 3.55 - 4.35 h.
Nach Totalpräparat. Vergr. 150 ×
Abl, Analblasen ; *Bm*, Bauchmark ; *B*, Borsten ; *Coek*, Coelomkörper ; *Hd*, Hinterdarm ; *Md*, Mitteldarm ; *Srg*, Schlundring ; *Vd*, Vorderdarm.

Fig. 10. I g b 1a/2. — Stark weiblicher Intersex. RA : 8/9 T. / AA : 14/15 T. RZ. 3.55 - 4.35 h.
Nach Totalpräparat, Vergr 150 ×
Abl, Analblasen : *B*, Borste ; *Bm*, Bauchmark ; *Coek*, Coelomkörper ; *Hd*, Hinterdarm ; *Sp*, Spermien ; *Srg*. Schlundring ; *Str*, Strang ; *Ug*, Urgeschlechtszellen ; Urmundbläschen nicht gez.

zum After einsenkt. Doch ist dieser noch nicht durchgebrochen (Fig. 28). Erste kompakte Zellgruppen der Analblasenanlagen. Weder Urgeschlechtszellen am Bauchgefäss noch Spermatogenese. Schwach männlich ist an diesem Tier der wenig verkürzte Vorderabschnitt, die längliche Rumpfform und der langgestreckte Mitteldarm, sowie die den Darm einschnürenden dorsoventralen Stränge (nicht gez.).

No. 2 - *Stark weiblicher Intersex.* Fig. 10.
Aeussere Form weiblich (deutlich abgesetzter, rüsselartiger Vorderabschnitt, im Rumpf aufgeblähtes Coelom), eine Borste, Strang, Hinterdarm ohne Lumen, dagegen After bereits durchgebrochen. Kleine kompakte Anlagen der Analblasen vorhanden. Urgeschlechtszellen am Bauchgefäss, dazu ein Bündel reifer Spermien im Coelom. Die Schnitte zeigten im Schlundring ein in Weiterentwicklung begriffenes Urmundbläschen. Ob es sich zu Samenschlauch oder Vorderdarm entwickeln würde, ist nicht zu entscheiden.

No. 6 - *Stark weiblicher Intersex.*
Rumpfcoelom geräumig; Kopflappen rüsselartig abgesetzt, von dichtem Gewebe erfüllt, so dass Einzelheiten nicht gesehen werden können. Borsten fehlen. Mitteldarm am Vorderende mit kurzem Zellpfropf. Kein Vorderdarm, Hinterdarm lumenlos, bis nahe ans Ektoderm führend, kein After, 2 kompakte Analblasenanlagen. Kleine Gruppe Urgeschlechtszellen am Bauchgefäss.

No. 7 - Ein *weibliches Tier.*
Weites Coelom mit wandständigem Mesoderm. Vorderabschnitt rüsselartig abgesetzt, dicht, 2 deutliche Borsten; grosser Mitteldarm mit anliegendem Nebendarm; vorn Urmundbläschen in Umwandlung zu Vorderdarm. Hinterdarm ohne Lumen mit Ektoderm verwachsen, kein After. 2 gut entwickelte Analblasen, wenige Urgeschlechtszellen am Bauchgefäss, keine Spermatogenese.

Betrachten wir diese 8 Tiere als « Schwestern » aus einer Zucht, so finden wir, abgesehen von kleinen individuellen Unterschieden, eine schöne Uebereinstimmung in ihren Typen:

Alle entwickelten sich in weiblicher Richtung; allgemein zeigen sie geräumiges Coelom, Mittel- und Enddarm, After und Analblasen. 30 % werden rein weiblich.

Wenn Abweichungen auftreten, ist dies stets im Vorderende der Fall. Der Vorderabschnitt reagiert zuerst und schnell auf den in diesem Bereich eindringenden Rüsselstoff. (Vergl. Vorn-Hinten-Regel, S. 108).

Zusammenfassung der Zucht I gb 1 a.

2 Larven weiblich organisiert:	Nr. 3, 8. Vorderabschnitt deutlich abgesetzt, Vorderdarm und Borsten vorhanden, Analblasen in Anlage.
2 » » »	Nr. 1, 7, aber mit unfertigem Vorderdarm, der noch nicht mit dem Mitteldarm verschmolzen ist. 2 Borsten und Hinterdarm vorhanden, Analblasen in Anlage. Bei 1 Vorderabschnitt schwach männlich, bei 7 weiblich.
3 » » »	Nr. 2 und 6 mit weiblichem, Nr. 5 mit männlichem Vorderabschnitt. Alle 3 ohne Vorderdarm, aber mit Hinterdarm und Analblasen. 2 und 5 mit Borsten, 2 überdies mit einem Spermienbündel.

Weitere Entwicklung der Zucht I gb 1 b.

13 Larven Rüsselzeit, gleich wie bei I gb 1a, 3.55 - 4.35 Stunden

8. Tag. (RA 2 Tage) 18.00

Lebenduntersuchung (mit Binokular): Alle Larven haben beide Wimperkränze verloren.

Augenflecke sind noch da. 3 Larven mit deutlicher weiblicher Peristaltik.

9. Tag. (RA 3 Tage) 18.15

Lebenduntersuchung:

3 Larven ohne Wimperkränze

8 » sind schon reine Weibchen

1 Larve ist männlich mit entpigmentiertem Vorderabschnitt

1 tot.

14/15. Tag. (RA 8/9 Tage)

Letzte Untersuchung:

Von den Tieren sind 10 tot. Die 3 Ueberlebenden werden sogleich protokolliert, dann konserviert und später genau durchgearbeitet. Hier die Ergebnisse:

No. 1 - *Stark männlicher Intersex* etwas deformiert, Vorderabschnitt rein männlich; Rumpf mit grosser Borste in normaler Lage. Mesoderm überall gleichmässig dicht, ohne Coelomtaschen, Mitteldarm unregelmässig eingeschnürt, kein Hinterdarm, Schlundring eng. Unfertiger, schmaler, ziemlich langgestreckter Samenschlauch mit Trichter, reichlich Spermatogenese und reife Spermien.

No. 2 - Ein *typisches Weibchen* mit abgesetztem Vorderabschnitt, aufgeblähtem Rumpf, mit schönem dreiteiligem Darm. Ziemlich grosse, kompakte Analblasen mit Trichteranlage. Borsten vorhanden; keine Urgeschlechtszellen.

No. 3 - *Ein Weibchen*, obschon äussere Form mehr indifferent. Rumpf etwas aufgebläht, vorn mit dichtem mesodermalem Parenchym, das sich nach hinten auflockert. Grosser Mitteldarm ohne Vorderdarm, Dorsalgefässtrang vorhanden. Hinterdarm reicht bis dicht ans Ektoderm, kein After, kleine kompakte Anlagen der Analblasen. 2 kleine Borsten. Urgeschlechtszellen am Bauchgefäss.

Zusammenfassung:

1. Die Untersuchungen vom 9. und 14./15. Tag ergeben für die Zucht I gb 1 b ein klares Bild starker Weiblichkeit. Auffallend ist nicht nur die Zahl, sondern auch das frühe Erscheinen der weiblichen Tiere. Am 9. Tag, 3 Tage nach Beginn des Rüsselversuchs, sind von 13 Larven 8 weiblich geworden, während in der Stammkultur (Seite 60) unter mehreren hundert Larven nur 4 Weibchen festgestellt wurden. Auf diese auffallende Tatsache hat auch schon Baltzer 1931 *2*, S. 370 hingewiesen.
2. Der Grad der Weiblichkeit ist bei beiden Zuchten I gb 1a und 1 b annähernd derselbe, gleichgültig ob sich die Larven nach kurzer Rüsselzeit leicht ablösen liessen, wie in Portion 1a oder schwerer abgeströmt werden konnten, wie in 1b. Denn von den 13 fester angehefteten Larven des Versuchs 1 gb 1 b waren am 9/15. Tag 8 Tiere weiblich oder weiblich — intersex; nur 1 Tier war stark männlich; von den 8 weniger festsitzenden Larven der Parallelzucht 1 gb 1 a aber waren am 14/15.

Tag 5 stark weiblich, 2 Tiere mehr männlich. Ein ähnliches Resultat liefern auch die beiden, allerdings weniger geglückten Zuchten I ga 1a und 1 b. Die Bedeutung dieser Tatsache wird auf Seite 74 erörtert.

3. Das vereinzelte Männchen (I gb 1 b, No 1) ist als Extremfall aufzufassen. Wenn es auch keineswegs normale Ausbildung erreicht hat, sind doch der deutliche kleine Samenschlauch und die ausgeprägte Spermatogenese nicht zu missdeuten. Wir haben hier einen der Fälle vor uns, wo sich Larven nach sehr kurzer Rüsselzeit ausserordentlich klar mit ihrer gesamten Organisation in männlicher Richtung entwikkeln. (vergl. auch die Männchen der Zucht XVI bx 1 bei einer Rüsselzeit von 4.20 - 5.45 Stunden, Seite 70).

Weitere Entwicklung der Zucht I gb 2 b. [1])

5 Larven, Rüsselzeit 6.45 - 7.25 h.

7. Tag. (RA 1 Tage) 2.15 Lebend-Untersuchung:
2 Larven mit beiden Wimperkränzen
2 Larven mit einem Wimperkranz
1 Larve ohne Wimperkranz.

8. Tag. (RA 2 Tage) 19.10 Lebend-Untersuchung:
Alle Larven ohne Wimperkranz
1 mit schwach weiblicher Peristaltik
1 mit etwas entpigmentiertem Vorderabschnitt.

15. Tag. (RA 9 Tage) 12.00 Letzte Untersuchung:
Es leben noch 4 Tiere. Diese werden nach der Untersuchung konserviert und später genauer durchgearbeitet. Aus der Untersuchung der lebenden und konservierten Tiere ergeben sich folgende Resultate:

No. 1 - *Ein stark weiblicher Intersex* mit gehemmter Vorderdarmpartie (Fig. 23). Grosser Hinterleib, von grossem Mitteldarm erfüllt. Wandständiges Mesoderm. Ein kurzer, lumenloser Enddarm legt sich an das eingebuchtete Ektoderm. Kein After, Analblasen vorhanden. Mit Dorsal-Gefässtrang und Urmundbläschen (kein fertiger Vorderdarm); 2 Borsten; Urgeschlechtszellen am Bauchgefäss, keine Spermien.

No. 2 - Ein *ziemlich stark männlicher Intersex*. Fig. 11. vergl. Fig. 20. Körperform männlich, Vorderabschnitt verkürzt, Schlundring ziemlich eng, Mesoderm vorn dicht, hinten lockerer, reiche Spermatogenese in den Coelomtaschen. Darm männlich, mit dünnem, strangartigem Hinterdarm. Keine Analblasen, 2 Borsten, kleiner, unfertiger, ziemlich langgestreckter Samenschlauch mit Trichteranlage.

N. 3 - Ein *unfertiges* Männchen. Vorderabschnitt verkürzt, stark entpigmentiert. Schlundring eng, Mesoderm gleichmässig dicht, mit reicher Spermatogenese in den Coelomtaschen. Keine Borsten. Kleiner unentwickelter Samenschlauch, Darm männlich (mit abnormen, knolligem Endpfropf) ohne Vorder- oder Hinterdarm.

No. 4 - Ein *Männchen*. Vorderabschnitt sehr stark entpigmentiert. Mesoderm gleichmässig dicht, Spermatogenese und Spermien, mittelgrosser Samenschlauch, leer, Darm männlich, keine Borsten.

---

[1]) Die Zucht I gb 2 a wird hier, weil schon am 11. Tag gestorben, nicht weiter beschrieben.

Ergebnis :

Während bei einer durchschnittlichen Rüsselzeit von 4 - 5 h. ein auftretendes Männchen als ziemlich seltener Extremfall behandelt werden musste , kann dies nun hier nicht mehr geschehen. Wir haben in dieser Reihe bei einer Rüsselzeit von 7 h. eine so ausgesprochen überwiegende männliche Tendenz, dass wir diese Rüsselzeit in den meisten Fällen als genügend erachten dürfen , um eine indifferente Larve zur Vermännlichung zu bringen. Während in den Gruppen I ga 1 (a und b) und I gb 1 (a und b) bei Rüsselzeiten von 4.45 - 5.45 h. und. 3.55 - 4.35 h. mit einer Ausnahme lauter Weibchen oder stark weibliche Intersexe entstanden , finden wir hier bei 7 stündiger Rüsselzeit umgekehrt vorherrschend Männchen. Damit ist aufs Neue gezeigt, dass für die männlich bestimmende Determination eine relativ kurze Rüsselzeit, im Minimum etwa 7 Stunden, genügen, obgleich die *sichtbaren* männlichen Umwandlungen erst wesentlich später erfolgen. Hinzuzufügen ist jedoch , dass diese Zeit zwar für die meisten, aber nicht für alle angesetzten Tiere zu einem deutlichen, männlichen Einschlag genügt, ferner, dass nicht alle Organanlagen in gleichem Grade in die männliche Entwicklungsrichtung gebracht werden.

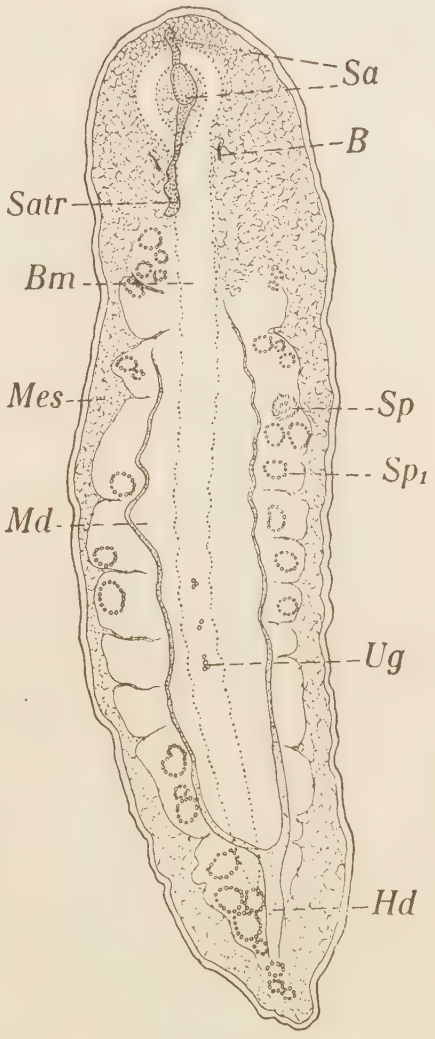


Fig. 11. I gb 2b/2 — Ziemlich stark männlicher Intersex. $\frac{AA: 15\ T.}{RA: 9\ T.}$ RZ. 6.45 - 7.25 h.

Nach Totalpräparat. Vergr. 150 ×

B, Borsten ; *Bm*, Bauchmark ; *Md*, Mitteldarm ; *Mes*, Mesoderm ; *Hd*, Hinterdarm ; *Sa*, Samenschlauch ; *Satr*, sein Trichter ; *Sp*, Spermien: Sp_1, Spermatogenese ; *Ug*, Urgeschlechtszellen.

Zuchten XVI

Aus dem Jahre 1925

In der Wohnröhre eines Weibchens fanden sich am 17. IX. verschiedene Eischnurstücke mit zahlreichen Larven. Ihr Aussehen war ziemlich gleichmässig, die meisten ohne

Augen. Einige zeigten bereits Augen und rotierten schwach in ihren Hüllen. Daraus liess sich das ungefähre Alter von 4 Tagen ableiten.

Die Larven wurden wie üblich in mehrere Portionen geteilt und im laufenden Wasser gleichmässig gekühlt.

5. Tag. Mehrere mit Augen

12. Tag. In einer Schale ca. 1 Dutzend Weibchen gesehen.

14. Tag. Ueberall zahlreiche Weibchen.

Durch das Platzen eines Schlauches lief das kühlende Leitungswasser in die Zuchtschalen und vernichtete mehrere Zuchten und Zuchtteile.

Aus diesem Grunde ist eine zahlenmässige Zusammenstellung von geringem Wert, und ich gehe direkt zur Besprechung der einzelnen Zuchten über; dies sind: XVI b, XVI bbx; XVI bx 1, 2, 4, 5, die mit diesem Material angesetzt wurden und nicht zu Grunde gingen.

XVI b 3.

Rüsselzeit 7.10-8.50 h.

12. Tag. 12.45 Mehrere grosse Rüsselstücke zu ca. 400 Larven gegeben.
14.25 Es sitzen mehrere Larven fest, auf verschiedene Rst verteilt. Nun werden die Rst isoliert.
21.35 7 Larven abgeströmt und untersucht:
2 ohne Wimperkränze (wovon 1 ohne Augen)
Rest mit Wimperkränzen und Augen.

Die übrigen freien Larven werden am 13. Tag in der Reihe XVI bb weiter verwendet.

23. Tag. (RA 11 Tage) 6 Larven von b3 werden ohne nähere Untersuchung fixiert. 1 Tier ist tot. Die spätere Untersuchung der verarbeiteten Totalpräparate gibt folgendes Resultat: Alle 6 Tiere sind deutliche, wenn auch nicht vollreife Männchen geworden.

Ektoderm und Bewimperung normal männlich. Vorderabschnitt stark verkürzt. Mitteldarm wie bei typischen Männchen, mit sehr kleinem Pfropf am Hinterende, weder Vorder- noch Hinterdarm, mehr oder weniger reichliche Spermatogenese, auch Spermien. Mesoderm umfangreich, aufgelockert (weibl. Einschlag). Samenschläuche überall eindeutig männlich, verschieden weit, aber niemals normal differenziert. Ihr Sack ist immer klein und rundlich, mit Lumen, der Ausführgang ist kurz, der Trichter angelegt. Der grösste Samenschlauch erreicht knapp ⅓ der normalen Länge. Die meisten liegen (wie bei jungen, normal sich entwikkelnden männlichen Larven) noch vor dem Vorderende des Darmes.

Resultat: Bei 7-9 Stunden Rüsselzeit können wir in dieser Kultur ausgesprochen männliche Tendenz feststellen. Eine vollständige Reife und volle männliche Organisation wird jedoch innerhalb der ihm gegebenen Entwicklungszeit von keinem Tier erlangt.

XVI bb

(Fortsetzung von XVI b)

13. Tag. 19.30 6 grosse Rst zu den restlichen freien Larven von XVI b.
21.10 Zahlreiche Larven an Rst angesetzt. Diese werden ziemlich stark gewirbelt und die freischwimmenden Larven, die nicht mehr weiter verwendet werden, weggenommen.

14. Tag. 7.25 8 Larven abgeströmt. Vorderteil war etwas dunkler grün, aber noch ohne randliche Entpigmentierung.

Rüsselzeit 10.15-11.55 h. . . . . . *XVI b b x*

23. Tag. (RA 10 Tage) Zucht *XVI bbx.*

Lebend-Untersuchung; Konservierung und *Untersuchung der fixierten Tiere* an Totalpräparat und Schnittserie. Resultat: (vergl. Fig. 12).

7 Larven haben das nämliche Aussehen: Würmchenförmige Männchen mit entpigmentiertem, verkürztem Vorderabschnitt. Ektoderm und Bewimperung typisch männlich entwickelt. Mesoderm im Vorderabschnitt locker, nach hinten wandständig, mächtiger, dichter und im hintersten Abschnitt ganz dicht. Zahlreiche jüngere und mittlere Spermatogenesestadien, weniger zahlreiche fertige Spermien. Peritoneum teilweise gut sichtbar, Darm normal männlich mit deutlichem Pfropf am hintern Ende (bei 2 Tieren klein, aber deutlich), Samenschläuche überwiegend in unentwickeltem Stadium, alle leer und mit geringem Lumen. Trichter oft nur als Zellklumpen angelegt. Ausführgänge vorhanden.

Das 8. Tier ist ein sehr schöner *Intersex:* (vergl. Fig. 18) Vorderabschnitt weiblich grün, aber ziemlich männlich verkürzt. Schlundring ziemlich eng. Epidermiszellen überall plattenförmig und undeutlich (weiblicher Charakter). Das Coelom ist intermediär; das Mesoderm wandständig, ziemlich niedrig, aber mit weiten Maschen nach innen. Im Schlundring ein etwas vergrössertes Urmundbläschen mit kurzem Ausführgang. Keine Spermatogenese, nur Urgeschlechtszellen am Bauchgefäss. Kein Vorderdarm, geräumiger Mitteldarm mit anschliessendem sehr englumigem Enddarm, der bis dicht ans Ektoderm geht, ohne zu verschmelzen. Keine Analblasen. Strang des Dorsalgefässes vorhanden. 2 kleine deutliche Borsten.

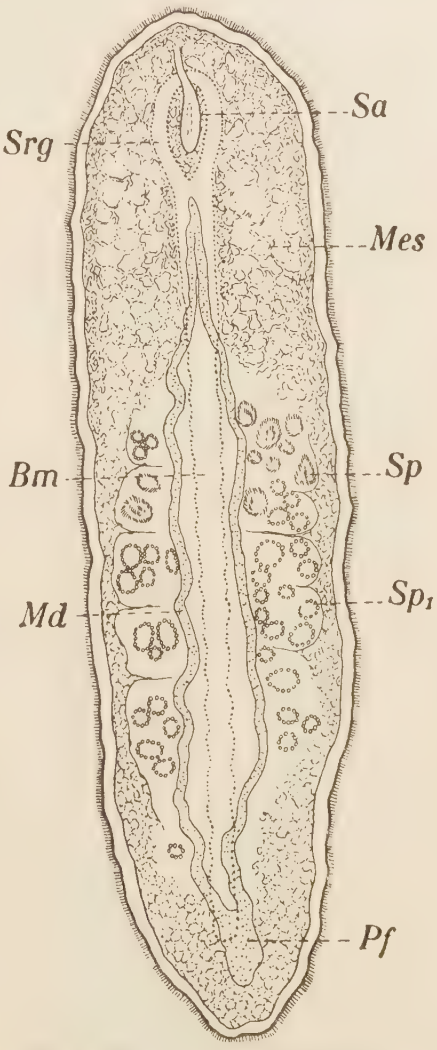


Fig. 12. XVI bbx. — Kümmermännchen.
AA: 23 T. RZ. 10.15 - 11.55 h.
RA: 10 T.
Nach Totalpräparat. Vergr. 150 ×
Bm, Bauchmark; *Md*, Mitteldarm: *Mes*, Mesoderm (aufgelockert); *Pf*, Pfropf; *Sa*, Samenschlauch; *Srg*, Schlundring: *Sp*, Spermien; Sp_1. Spermatogenese.

XVI bx

13. Tag.

8.45 6 Rst zu ca. 300 Larven des Materials XVI.

10.10 Zahlreiche Larven sitzen fest, alle noch freischwimmenden weggebracht.

14.30 8 Larven abgeströmt. Alle noch mit Wimperkränzen . . . *XVI bx 1*

Rüsselzeit 4.20 - 5.45 h.

17.15 9 Larven abgeströmt. Alle noch mit Wimperkränzen und Augen = *XVI bx 2*
Rüsselzeit 7 - 8 ½ h.

21.30 10 Larven abgeströmt. Mit Ausnahme von 2 Tieren zeigen alle noch beide Wimperkränze . . . . . *XVI bx 4*
Rüsselzeit 11 20 - 12 45 h.

14. Tag.

8.15 8 Larven abgeströmt, alle Wimperkränze rückgebildet, Augen noch da, 2 Larven mit randlicher Entpigmentierung am Vorderende = *XVI bx 5*
Rüsselzeit 22 - 23 ½ h.

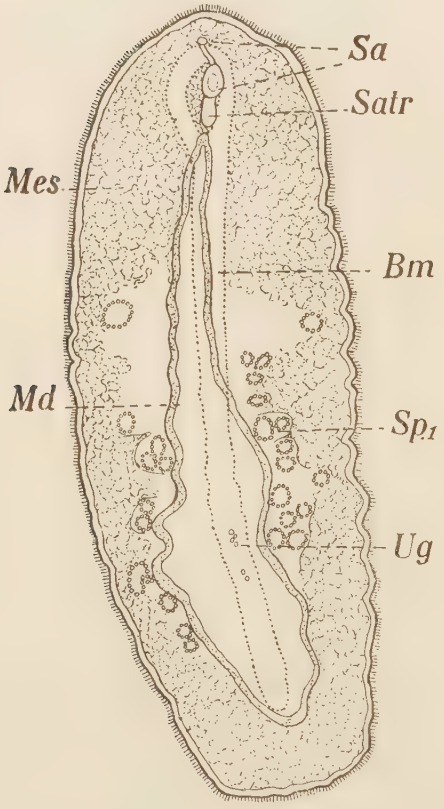


Fig. 13. XVI bx 1. — Kümmermännchen.
AA: 23 T.
RA: 10 T. RZ: 4.20-5.45 h. Vergr. 150 ×.
Nach Totalpräparat.
Bm, Bauchmark; *Md*, Mitteldarm; *Mes*, Mesoderm; *Sa*, Samenschlauch; *Satr*, sein Trichter; *Sp*, Spermatogenese-Stadien; *Ug*, Urgeschlechtszellen.

23. Tag. (RA 10 Tage) Die 4 Zuchten XVI bx 1, 2, 4, 5 werden lebend flüchtig untersucht und dann fixiert. Ich gebe im folgenden die Resultate der einzelnen Gruppen, ergänzt durch die spätere Untersuchung an den gefärbten und geschnittenen Objekten:

Weitere Entwicklung der Zucht *XVI bx1*
Rüsselzeit 4.20 - 5.45 h. 8 Tiere.

Am 23. Tag waren 8 deutliche, wenn auch nicht vollständig entwickelte Männchen vorhanden (Fig. 13). Ektoderm und Bewimperung normal männlich. Männlicher Darm, ohne Pfropf. Unterschiedlich viel Spermatogenese, keine Spermien, Samenschläuche alle kleiner als normal, leer, doch lassen sich Trichter und Ausführgang deutlich erkennen. Das Mesoderm bildet ein reich entwickeltes Parenchym.

Wider Erwarten sind hier weder Weibchen noch Zwitter entstanden. Die Larven haben vielleicht sofort an den Rüsselstücken angesetzt, so dass sie wohl alle fast 6 h. Rüsselzeit aufweisen können. Aber auch diese Annahme erklärt das rein männliche Ergebnis dieser Zucht nicht. Möglicherweise war das Ausgangsmaterial der schwärmenden Larven schon in männlicher Richtung ausgelesen, da am 14. Tag überall zahlreiche Weibchen auftraten und der Versuch am 13. Tag begann. Diese Frage wird auf Seite 75 diskutiert.

Weitere Entwicklung der Zucht *XVI bx2*
9 Larven. Rüsselzeit 7 - 8 ½ h.

Am 23. Tag sind 6 Tiere unfertige Männchen. Sie haben männlich langgestreckte Form, ein völlig männliches Vorderende und zeigen das typisch männliche Rotieren. Ektoderm und Bewimperung typisch männlich. Darm männlich, ohne Pfropf, Vorder-und

Hinterdarm. Ziemlich viel Spermatogenese, keine Spermien. Samenschlauch überall vorhanden, von wechselnder Grösse, nie in normaler Ausbildung, meistens ist der Sack rundlich, Trichteranlage und Ausführgang nach vorn vorhanden. Mesoderm gleichmässig dicht.

3 Larven sind tot.

Weitere Entwicklung der Zucht *XVI bx 4*. Rüsselzeit 11.20 - 12.45 h. 10 Tiere.

Am 23. Tag sind 10 unfertige Männchen vorhanden. Ektoderm und Bewimperung typisch männlich. Darm männlich, hier nun fast bei allen kleiner, aber deutlicher Pfropf am hintern Ende, kein Vorderdarm. Etwas Spermatogenese, auch reife Spermien. Samenschlauch mit Lumen, Trichter und Ausführgang. Sack des Samenschlauches klein und knollig, aber mit Lumen. Mesoderm mässig locker.

Weitere Entwicklung der Zucht *XVI bx 5*. Rüsselzeit 22-23 ½ h. 8 Tiere.

Am 23. Tag sind 8 unfertige Männchen mit nicht voll entwickeltem Samenschlauch vorhanden (Fig. 14). Vorderende rein männlich. Ektoderm und Bewimperung typisch männlich. Darm normal männlich, aber nicht überall mit Pfropf am Hinterende. Spermatogenese mässig, keine Spermien. Samenschlauch kleiner als normal, Sack rund, knollig, immer leer. Trichter und Ausführgang deutlich erkennbar. Mesoderm locker bis dicht.

Zusammenfassung der Zuchten XVI.

1. Es ist festzuhalten, dass sich mit einer Ausnahme (XVI bbx 8) alle Larven zu deutlichen Männchen entwickelt haben. Trotz der verschiedenartigsten Rüsselzeiten von 5-23 h. lassen sich keine wesentlichen Gruppen-, sondern nur Individualunterschiede feststellen. Dies gilt für verschiedene Organe und steht im Gegensatz zu den Erfahrungen an den Zuchten I g, III L, III g. Eine Erklärungsmöglichkeit wird auf Seite 75 erörtert.
2. Der Ausbildungsgrad des Samenschlauches kann bei Larven von 5 h Rüsselzeit so weit fortgeschritten sein, wie bei jenen, die 23 h am Rüssel gesessen haben, doch bleibt er immer in hohem Grade unternormal. Zu endgültiger Differenzierung bedarf es offenbar einer langen, kontinuierlichen Aufnahme von Rüsselstoff. Die Menge der Spermatogeneseballen ist sehr verschieden und lässt keinen Rückschluss auf die Rüsselzeit zu. Die Verhältnisse im Mesoderm zeigen ein ähnliches Bild.

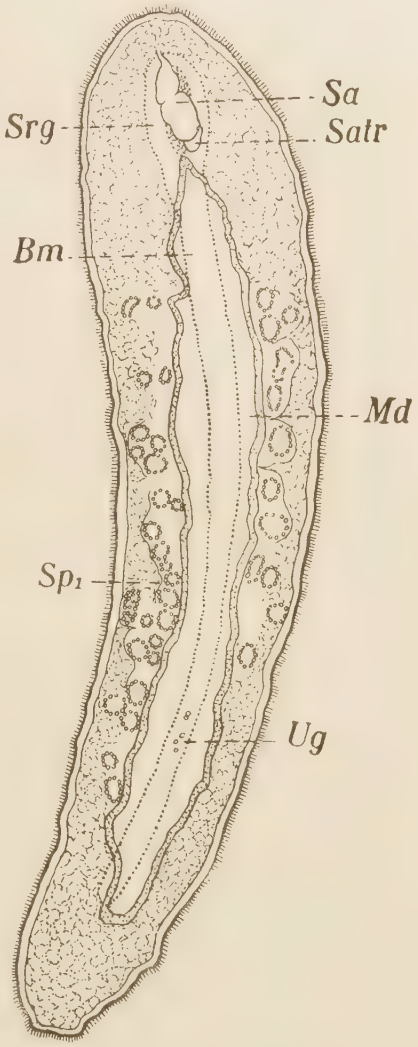


Fig. 14. XVI b × 5. — Kümmermännchen.
AA: 23 T.
RA: 10 T. RZ: 22-23 ½ h. Vergr. 150 ×
Nach Totalpräparat.
Bm, Bauchmark; *Md*, Mitteldarm; *Sa*, Samenschlauch; *Satr*, sein Trichter; *Srg*, Schlundring; *Sp*1, Spermatogenese; *Ug*, Urgeschlechtszellen.

Tabelle 5. - Übersicht über die Ergebnisse aller Zuchten.

Zahl der freien schwärmenden Larven	Alter d. Larven bei Beginn d. Versuchs	Freie Weibchen und weibl. Vorstadien im Zuchtmaterial.	Es setzen an: Zucht.	Zahl.	Rüsselzeit (in Stunden)	Es entstehen: reine ♀	stark ♀ Intersexe	stark gemischte Intersexe	stark ♂ Intersexe (♂ mit Borsten)	Kümmermännchen	reine ♂	Indifferent bleiben	als Larven werden fixiert	Es starben
sehr viele Larven	6 Tg	viele [♀] [1]	I g a1, I g b1	42	3,55 - 5,45	20 [2]	7		1			1		13
	6 »	vom 10. Tage an	I g b 2b	5	6,45 - 7,25		1		1	2				1
70		32 ♀ am 9. Tag.												
	9 Tg	3 Tiere bleiben	III L 2	25	5,30 - 8		4	2			15	2	4	2
	12 »	indifferent	III L 3	6	minim. 24						6			
46		3 ♀ am 9. Tag.												
	8 Tg	1 Larve	III g1	19	3 ½ - 4 ½	9	3					2		8
	9 »	bleibt	III g4	1	5 ¼ - 6 ½		1							5
	11 »	indifferent	III g2a	9	8 - 24		1				8			
	13 »		III g2b	5	6 - 24						5			
sehr viele Larven	12 Tg	vom 12. - 14.	XVI b 3	7	7,10- 8.50					6				1
	13 »	Tag zahlreiche	XVI bbx	8	10,15-11,55			1		7				
	13 «	[♀] und ♀ mit	XVI bx 1	8	4,20 - 5,45					8				
	13 »	Peristaltik	— — 2	9	7 - 8 ½					6				3
	13 »		— — 4	10	11,20-12,45					10				
	14 »		— — 5	8	22 - 23½					8				
sehr viele Larven	14 Tg	zahlreiche ♀ mit	III t 2-4	69	20 - 27				1	22	39			7
	16 »	Peristaltik vor Zuchtbeginn	III t 5-6	32	29 - 35					20	7		3	2

[1]) Vergl. Text S. 75 Die schon weibl. determ. äusserlich aber noch indifferenten Larven sind als [♀] bezeichnet.
[2]) Ein Teil zeigte in der vorletzten Kontrolle deutliche ♀ Peristaltik, starb vor der Konservierung, vergl. S. 65.

Uebersicht und Diskussion der Ergebnisse aller Zuchten

Die Ergebnisse aller hier bearbeiteten Zuchten mit abgekürzter Rüsselzeit sind in Tabelle 5 (S. 72) zusammengefasst und werden im folgenden kurz besprochen.

1) Zunächst zeigt sich in Uebereinstimmung mit Baltzer (1928 *1*, 1931 *1*) dass die männliche Determination der am Rüssel sitzenden Larve durch einen etwa 8 stündigen Rüsselparasitismus gewährleistet wird. Es sei dabei hervorgehoben, dass sich die männliche Determination selbst keineswegs innerhalb dieser 8 Rüsselstunden vollziehen wird oder vollziehen muss. Vielmehr können diese Stunden ebenso gut nur die Zeit bedeuten, während welcher diejenige Menge Rüsselstoff in die Larve übergeht, die zur nachfolgenden männlichen Determination ausreicht.

2) Betrachten wir weiterhin in der Tabelle die Zuchten mit 3 ½-9 Stunden Rüsselparasitismus für sich. Es sind die Zuchten, die auf Grund der sehr kurzen Rüsselzeit für die Erzeugung von Intersexen überhaupt geeignet sind (Ig ; III L2 ; IIIg 1, 4 ; XVIb 3 ; bx, 1, 2). Wir finden in der Gesammtheit dieser Zuchten neben reinen Weibchen rund 14 % stark weibliche Intersexe, ferner rund 20 % stark männliche Intersexe und (häufiger) Kümmermännchen, dagegen nur 1, 7 % Intersexe mit *gleichmässiger* männlich — weiblicher Mischung. Der Umschlag von der überwiegend weiblichen in die überwiegend männliche Richtung muss also, einmal zur Kippe gebracht, sehr entschieden von der einen nach der andern Seite vor sich gehen.

3) Bei genauer Durchsicht muss uns auffallen, dass auch innerhalb einer eng umschriebenen Rüsselzeit (3.55-5.45 Stunden für I g a und b) eine gewisse *Variationsbreite* in der geschlechtlichen Organisation der einzelnen Larven auftritt : Es entstehen vorwiegend reine Weibchen und stark weibliche Intersexe, vereinzelt aber auch stärker männliche Tiere. Eine ähnliche, aber immerhin geringere Variationsbreite findet sich ebenfalls bei den Zuchten mit längerer Rüsselzeit (6 - 8 Stunden bei III I.2 und I gb 2).

Dass diese Variationsbreite bei längerer Rüsselzeit mehr und mehr abnimmt und schliesslich fast ganz verschwindet, darf uns nicht verwundern, da die männliche Determination sich, je länger die Larve fest sitzt, um so entschiedener über ihr Minimum erhebt. (Vergl. Seite 83).

Dagegen ist ihr Vorkommen an sich schon eine so häufig beobachtete und auffallende Erscheinung, dass wir versuchen müssen, sie zu erklären.

Wir sehen, dass sich die Larven am Rüssel ansetzen ; wie fest, kann aber erst bei der Ablösung gesagt werden. Tatsächlich gibt es (nach den Erfahrungen von Baltzer) hie und da Larven, die sich unerwartet leicht

oder sogar spontan wieder ablösen, also offenbar schlecht festsassen. Bei ihnen ist mit der Möglichkeit zu rechnen, dass sie sich auch als Rüssellarven mit 6 und mehr Stunden stark weiblich entwickeln, weil mit der ungenügenden Anheftung auch eine ungenügende Aufnahme von vermännlichendem Rüsselstoff verbunden war. Anderseits gibt es solche, die ausserordentlich fest sitzen und die nur mit der Haarschlinge entfernt werden können. Bei solchen Tieren lässt sich an eine besonders intensive Stoffaufnahme und damit erhöhte vermännlichende Wirkung denken. Auf diese Weise wäre eine Erklärung für die extrem vermännlichten Tiere bei kurzer Rüsselzeit gegeben.

Dem widersprechen jedoch die Erfahrungen aus den Zuchten I ga 1 (a und b) und I gb 1 (a und b) (S. 59 u. f.). Hier werden vom *gleichen* Rüsselstück bei *gleicher* Rüsselzeit jeweilen 2 Portionen abgeströmt, wobei die zuerst, also leichter sich ablösende Gruppe mit *a*, die später, schwerer abfallende Gruppe mit *b* bezeichnet wurde. Die Resultate beider Zuchtgruppen sind aber durchaus gleichmässig ausgefallen (vergl. S. 65): *Aus den b - Abteilungen kann keine stärkere Vermännlichung herausgelesen werden.* (Dem einen embryonalen Männchen in I gb 1b stehen immerhin mindestens 8 Weibchen mit Peristaltik gegenüber). Somit ist nicht wahrscheinlich, dass die beschriebene Variabilität im Versuchsmaterial nur durch den verschiedenen Grad des Ansetzens erklärt werden kann.

4) Ein zweiter, eher wahrscheinlicher Erklärungsversuch liegt in der *genetischen Konstitution* der Larve. Dass diese vorhanden ist, und dass wir sie berücksichtigen müssen, hat Baltzer schon 1928 *1* und 1932 betont. Es gibt unter den Larven offenbar einen gewissen Prozentsatz genetisch stark weiblich konstituierter Tiere, denn die weibliche Metamorphose « tritt auch dann ein, wenn von Anfang der Schwärmzeit an Rüsselstücke zugegen sind, also ausgiebige Gelegenheit zum Parasitismus bestünde. Wir können dies wohl nur im Sinne einer genetischen Weiblichkeit deuten » (1928 *1* S. 298). Ferner treten in den meisten *rüssellosen* Glaszuchten gegen das Ende der Zucht auch vereinzelte Männchen (sog. Spätmännchen) auf (Baltzer 1925, S. 257 u. 1932). Ihre männliche Entwicklung kann wohl nur der genetisch männlichen Konstitution zugeschrieben werden.

Ob diese genetische Konstitution streng alternativ männlich oder weiblich ist oder ob auch mehr oder weniger neutrale Mischverhältnisse vorliegen, kann noch nicht gesagt werden. Dass dagegen Larven, die unter sich genetisch verschieden sind, auch verschieden stark auf die vermännlichende Rüsselwirkung reagieren, ist nicht unwahrscheinlich. Damit wäre aber auch die eingangs erwähnte Variationsbreite in der Vermännlichung bei gleicher Rüsselzeit hinreichend erklärt.

Wie schon erwähnt wurde, treten im Verlauf jeder Zucht Weibchen auf, und zwar sind die weiblichen Metamorphosen meistens etwa vom 10.

bis 14. Tage auffallend zahlreich. Nachher werden sie wieder seltener. Man erkennt diese jungen Weibchen vom ersten Tage weg an ihrer peristaltischen Rumpfbewegung.

Da mit dieser Peristaltik die weibliche Entwicklung schon erreicht ist, muss die weibliche Determination schon früher stattgefunden haben, was auch mit den Erfahrungen Baltzers übereinstimmt, dass sich die weibliche Peristaltik allmählich, etwa während eines Tages, entwickelt. Wir wollen die Periode von der weiblichen Determination bis zur typischen Peristaltik das weibliche Vorstadium nennen. Ihre Dauer ist unbekannt; sie kann vorläufig auf ein bis zwei Tage geschätzt werden. Es ist leider nichts darüber bekannt, ob sich die Larve in diesem Vorstadium, in dem sie äusserlich noch indifferent ist, noch an einem Rüssel festsetzen kann. Wenn es der Fall ist, so muss die Entwicklung eines solchen Tieres bei kurzer Rüsselzeit stärker weiblich werden als wenn es sich um eine angesetzte ganz indifferente Larve handelte. Hier läge also eine weitere Ursache für die oben beschriebene Variabilität.

Auf etwas sichererem Boden befinden wir uns mit einer andern Überlegung, zu der gerade auch die Zuchten XVI Anlass geben. Wie schon erwähnt, treten etwa vom 10. Tage an in allen Zuchten Weibchen auf. Je zahlreicher sie werden, desto stärker muss sich (nach Ausmerzung der weiblichen Tiere) die durchschnittliche genetische Konstitution des übrig bleibenden schwärmenden Larvenmaterials nach der männlichen Seite verschieben [1]). Diese Ausschaltung der Weibchen könnte auch noch dadurch verschärft werden, dass nicht nur die jungen pulsierenden Weibchen, sondern auch die Larven im weiblichen Vorstadium nicht mehr so leicht am Rüssel ansetzen, worüber wir allerdings, wie oben gesagt, nichts wissen. Es kann jedoch nach dem Gesagten auf keinen Fall gleichgültig sein, *wann* der Rüsselversuch unternommen wird. Beginnt er sehr früh, *vor* allen weiblichen Metamorphosen und auch vor jedem weiblichen Vorstadium, so arbeitet er mit einem konstitutionell stärker weiblichen Material. Beginnt er aber erst *nach* der weiblichen Metamorphose, so arbeitet er mit stärker männlichem Material. Der erste Fall ist offenbar in Zucht I g der Tabelle realisiert, die Larven mit ganz kurzer Rüsselzeit sind hier stark weiblich. Der Rüsselversuch begann am 6. Zuchttag, während die ersten, überdies noch wenig zahlreichen Weibchen erst am 9. Tag erschienen (vergl. S. 59). Im zweiten Fall aber befinden sich die beiden fragmentarischen Zuchten XVI; die Larven mit ganz kurzer Rüsselzeit werden hier alle männlich. Hier beginnt der Rüsselversuch am 12. und 13. Zuchttag, zu einer Zeit, da schon zahlreiche weibliche Metamorphosen im Gange sind.

1) Dieser Gesichtspunkt ist an der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in München (1928) von Prof. O. Koehler in einer Diskussion aufgestellt worden.

Eingehendere Versuche werden wahrscheinlich noch zu klareren Resultaten führen.

V. Typische intersexuelle Mischformen

Wir sahen schon bei der Durchsicht der Versuchsergebnisse, dass zwischen reinen Geschlechtstieren, d. h. reifen Männchen und jungen Weibchen, zahlreiche Mischformen auftreten können, die durch Kombination männlicher und weiblicher Organe zustande kommen. *Innerhalb* der Organe ist die Mischung des männlichen und weiblichen Charakters nur in einzelnen Fällen vorhanden (Kopflappen, Coelom).

Es lassen sich 3 Typen herausarbeiten, um die herum ziemlich grosse Variabilität besteht. Die 3 Typen lassen die Art und Weise, wie Intersexe entstehen, besonders deutlich erkennen.

1.) *Stark weibliche Intersexe.* Diese Tiere haben vorwiegend weibliche Organisation, zeigen aber männlichen Einschlag vor allem darin, dass durch die Rüsselwirkung ein typisch weibliches Organ, der Vorderdarm, weitgehend unterdrückt wird.

2.) *Stark gemischte Intersexe* mit einer ungefähr gleichmässigen Kombination männlicher und weiblicher Organe.

3.) *Intersexe mit vorherrschend männlicher Organisation:* dazu aber mit Borsten als einzigem weiblichen Merkmal.

An diesen Intersexualitätsgrad schliesst ein *4. Typus* an, rein männliche Tiere ohne weibliche Merkmale, aber mit unternormaler, kümmerlicher Ausbildung einzelner männlicher Organe. Wir können diese Tiere, da sie rein männlichen Typus haben, nicht als Intersexe bezeichnen; sie bilden jedoch das Ende der ganzen Reihe: Kümmermännchen oder hypoplastische Männchen.

Wir wollen diese Typen im folgenden eingehender betrachten, ohne Rücksicht auf ihre Zugehörigkeit zu den verschiedenen Zuchten. Ich beabsichtige damit die typischen Merkmale der Intersexe zu erläutern und die in den einzelnen Zuchtprotokollen zerstreuten Mischformen zusammen zu fassen.

1.) *Stark weibliche Intersexe.* (Unternormale weibliche Tiere) Fig. 5, 6, 8, 9, 10, 15, 16.

17 Tiere aus verschiedenen Zuchten.
Rüsselzeiten variieren: 3 ½ — 8 h.
Absolutes Alter: [1]) 15 — 26 Tage
Rüsselalter: [2]) 6 — 17 Tage

[1]) Als absolutes Alter (AA) bezeichnen wir wie in den Zuchtprotokollen die Lebensdauer einer Larve vom Moment der Eiablage bis zur Konservierung.

[2]) Unter Rüsselalter (RA) ist die Lebensdauer einer Larve vom Ansetzen an den Rüssel bis zur Untersuchung und Konservierung zu verstehen.

Charakteristich für diese Gruppe ist, wie schon gesagt, das Fehlen oder eine stark unternormale Entwicklung des Vorderdarmes bei sonst ganz oder überwiegend weiblicher Organisation.

a) *weiblicher Anteil.*

Körperform weiblich, Vorderabschnitt als Kopflappen oft deutlich abgesetzt (Fig. 16). Das Coelom, im Leben in peristaltischer Bewegung

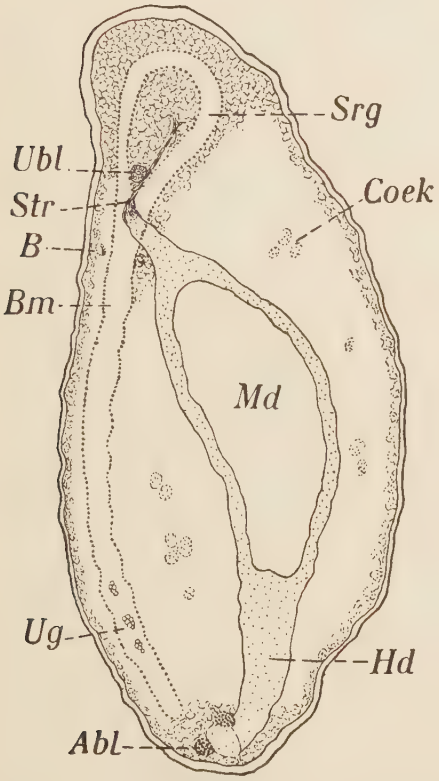


Fig. 15.

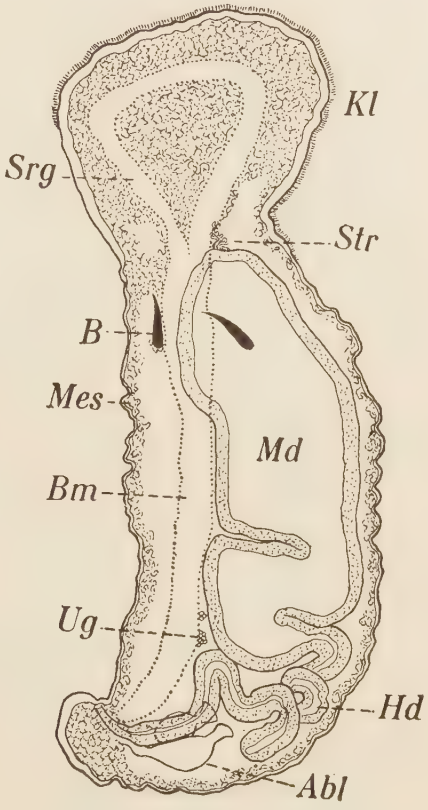


Fig. 16.

Fig. 15. III g 1a/4 — Stark weiblicher Intersex. AA: 14 T. / RA: 6 T. RZ: 3 1/2 - 4 1/2 h.
Nach Totalpräparat. Vergr. 115 ×
Abl, Analblasen; *B*, Borsten; *Bm*, Bauchmark; *Coek*, Coelomkörper; *Hd*, Hinterdarm; *Srg*, Schlundring; *Str*, Strang; *Ubl*, Urmundbläschen; *Ug*, Urgeschlechtszellen.

Fig. 16. III L 2/18 — Stark weiblicher Intersex. AA: 26 T. / RA: 17 T. RZ: 5.30 - 8 h.
Nach Totalpräparat. Vergr. 150 ×
Abl, Analblasen; *B*, Borsten; *Bm*, Bauchmark; *Hd*, Hinterdarm; *Kl*, Kopflappen; *Mes*, Mesoderm; *Srg*, Schlundring; *Str*, Strang; *Ug*, Urgeschlechtszellen.

begriffen, ist aufgebläht. Bewimperung meist nur am Kopflappen, dessen Ektodermzellen zylindrisch ausgebildet sind. Am Rumpf werden die Ektodermzellen niedrig plattenförmig.

Parenchym im Kopflappen meist recht dicht, zuweilen etwas lockerer (vergl.Fig. 4). Auf der Höhe der Gabelung des Bauchmarks beginnt eine stärkere Auflösung, die in der Rumpfregion immer mehr zunimmt und so die Höhlungen des Coeloms bildet. Ein typisches, weibliches, flaches, der Epidermis anliegendes Peritoneum ist jedoch nicht vorhanden. Das Mesoderm liegt dem Ektoderm vielmehr als unregelmässig dichter Belag an (z. B. Fig. 10, 16). Im Coelom schwimmen zahlreiche Zellen und Zellballen von runder oder unregelmässig klumpiger Form. (vergl. Fig. 5, 6, 9).

Der Schlundring ist oft weiblich weit, entsprechend dem Kopflappen; das Bauchmark ist gut ausgebildet und liegt dem Ektoderm meistens dicht an. Im hintern Abschnitt des Rumpfes liegen dem Bauchgefäss die traubenförmig angeordneten Urgeschlechtszellen an, deren Geschlecht in diesem Stadium noch nicht festgestellt werden kann.

Der Mitteldarm ist gut ausgebildet. Er setzt sich nach hinten in den (bei ältern Larven stark gewundenen) Hinterdarm fort. Während der Mitteldarm eine grosse Höhlung erkennen lässt, ist beim jungen Hinterdarm zwar die Wandung gut entwickelt, ein Lumen aber oft kaum zu sehen.

Vom Vorderende des Mitteldarmes zieht sich oft ein mehr oder weniger stark ausgebildeter, mesodermaler Strang nach vorn gegen das Zentrum des Schlundringes zu. Auf die Deutung dieses Stranges werde ich später eingehen.

Immer legt sich der Hinterdarm dicht an das Ektoderm an. Er kann mit ihm verschmelzen, auch der Durchbruch der Afteröffnung ist möglich, wird jedoch nicht immer erreicht. Ebenso sind die Annalblasen nur bei ältern Intersexen gut ausgebildet (Fig. 16); bei jungen sind, wie auch in der normalen weiblichen Entwicklung, erst Anfangsstadien in Form kompakter Zellgruppen vorhanden (Fig. 10, 15).

Die Borsten sind meist ausgebildet (in 14 von 17 Fällen, worunter bei 5 Tieren nur eine Borste)

b) *männlicher Anteil.*

Die Vermännlichung zeigt sich in zahlreichen Fällen in einer geringen Verkürzung und Verschmälerung des Vorderabschnittes (Fig. 5, 6, 8, 9, 15), in erster Linie aber im Fehlen des Vorderdarmes, der bei normalen Weibchen des gleichen Alters vorhanden ist. Das Vorderende des Mitteldarmes endigt blind, hie und da mit einer kleinen Vorwölbung, die nur aus wenigen Zellen besteht. Ich möchte dieses Fehlen des Vorderdarmes mit Baltzer (1928 *1*) einer männlichen, lokalen Entwicklungshemmung zuschreiben, hervorgerufen durch den in dieser Zone zuerst und in stärkstem Masse eindringenden Rüsselstoff (Genaue Erörterung S. 101 und 108). Ziemlich oft (in 6 Fällen) ist in der Gabelung des Schlundringes noch das Urmundbläschen zu sehen, das schon in der indifferenten Larve vorhanden ist.

In einem Tier enthielt die Coelomflüssigkeit ein Spermienbündel (Fig. 10), in einem zweiten Tier 2 frühe Spermatogenese-Ballen (Fig. 6).

2) *Stark gemischte Intersexe.*

In diese Gruppe gehören Intersexe, die männliche und weibliche Organe in ungefähr gleicher Mischung aufweisen. Dabei ist zu bemerken,

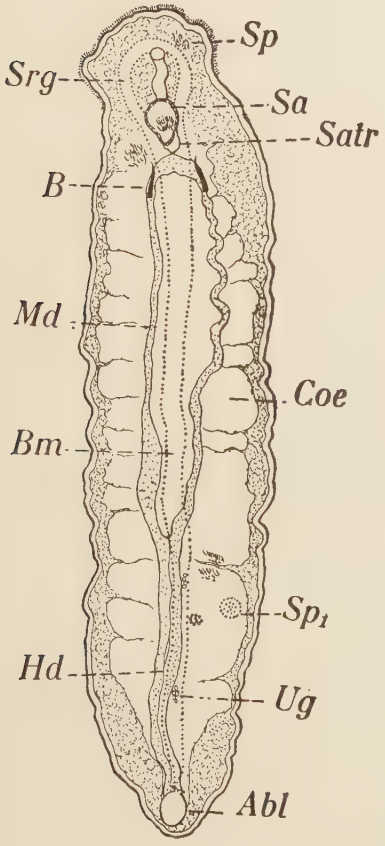


Fig. 17.

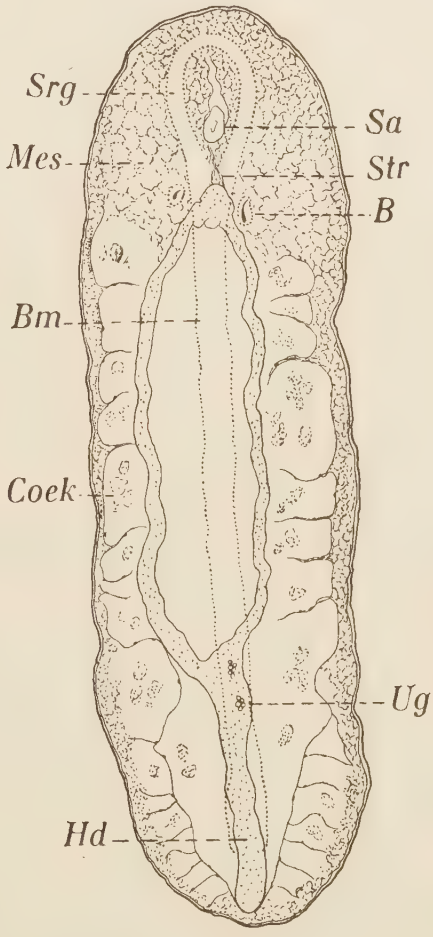


Fig. 18.

Fig. 17. III L 2/20. — Stark gemischter Intersex. RA : 17 T. / AA : 26 T. RZ : 5.30 - 8 h. Vergr. 150 ×

Nach Totalpräparat.

Abl, Analblasen : *B*, Borsten ; *Bm*, Bauchmark , *Coe*, Coelom ; *Md*, Mitteldarm : *Hd*, Hinterdarm ; *Sa*, Samenschlauch ; *Satr*, sein Trichter ; *Sp*, Spermien ; Sp_1, Spermatogenese ; *Srg*, Schlundring ; *Ug*, Urgeschlechtszellen.

Fig. 18. XVI bbx/8. — Stark gemischter Intersex. AA : 23 T. / RA : 10 T. RZ : 10.15 - 11.55 h. Vergr. 140 ×

Nach Totalpräparat.

B, Borsten : *Bm*, Bauchmark ; *Coek*, Coelomkörper ; *Hd*, Hinterdarm ; *Mes*, Mesoderm (aufgelockert) ; *Sa*, Samenschlauch ; *Srg*, Schlundring ; *Str*, Strang ; *Ug*, Urgeschlechtszellen.

dass der Vorderabschnitt vorwiegend männlich, der hintere Teil mehr weiblich ausgebildet ist. (Vorn-hinten-Regel s. Seite 108).

Die stark gemischten Intersexe sind selten. 3 Tiere aus 2 Zuchten.

III L 2/19. Fig. 7. Absolutes Alter 26 Tage. Rüsselzeit 5.30 - 8 Std. Rüsselalter 17 Tage.

III L 2/20. Fig. 17. Entwicklungszeiten wie III L 2/19.

XVI bbx 8. Fig. 18, 21. Abs. Alter 23 Tage. RZ. 10,15 - 11.55 Std. RA. 10 Tage.

a) *allgemeiner Habitus.*

Körperform männlich langgestreckt, Vorderabschnitt verkürzt, nicht gegen den Rumpf abgesetzt.

Mesoderm höchstens im Vorderkörper dicht, von der Borstenregion an mehr und mehr aufgelockert, bei Fig. 18/21 auch im Vorderkörper (männlicher Einschlag). Coelom intermediär bis männlich, in zahlreiche, seitliche Taschen und Höhlungen ausgebuchtet, die nach aussen von einem ziemlich niederen Mesoderm abgegrenzt werden. Diese Kammerung ist eine männliche Eigenschaft, während die geringe Ausbildung des wandständigen Mesoderms weiblichen Charakter hat. In diesen Coelomtaschen schwimmen wechselnd viele rundliche Coelomkörper (Fig. 18), ausserdem, jedoch nur bei den beiden ältern Tieren, einzelne Ballen junger Spermatogenesestadien oder Bündel reifer Spermien. Das Bauchmark ist gut ausgebildet und besitzt einen mittelgrossen, etwas vermännlichten Schlundring. Das Bauchgefäss ist kaum nachzuweisen. Ihm hängen die schon früher erwähnten Trauben von Urgeschlechtszellen an (Fig. 18, 17).

b) *weiblicher Anteil.*

Zu beiden Seiten der Gabelung finden sich gut entwickelte Borsten. Der Mitteldarm zeigt ein geräumiges Lumen und setzt sich nach hinten in einen geraden deutlichen Hinterdarm fort. Dieser ist manchmal lumenlos, führt aber bis dicht an das Ektoderm und kann mit ihm verwachsen Eine Afteröffnung entstand in den 3 zitierten Fällen nicht ; Analblasen können vorhanden sein. (Fig. 7 mit 2, Fig. 17 mit 1, Fig. 18 ohne Analblasen).

c) *männlicher Anteil.*

Das Ektoderm besteht aus zylindrischen, verschieden stark bewimperten Zellen. Vorderdarm fehlt vollständig. Der Mitteldarm schliesst vorn blind.

In den beiden ältern Fällen (Fig. 17 u. 7 ; RA 17 Tage) hat sich im Schlundring ein kleiner, unternormaler Samenschlauch gebildet. Sein Ausführgang ist kurz und gedrungen. Der Trichter muss in Funktion sein, da sich im Samensack reife Spermien befinden.

Der Fall XVI bbx/8 (Fig. 18,21) ist 7 Tage jünger. Das Tier ist in der Entwicklung aller seiner Organe erheblich weniger weit als die beiden andern Fälle. Sein Samenschlauch steht noch in einem frühen Entwicklungsstadium. Er ist in Fig. 21 genauer abgebildet. Ein Trichter ist nicht

vorhanden. Die Spermatogenese fehlt. Es sind nur indifferente Urgeschlechtszellen am Bauchgefäss ausgebildet

3) *Intersexe vorherrschend männlicher Organisation.*

Diese Tiere sind selten, sie schliessen nahe an die Gruppe 2 an, weisen sich aber nur mehr durch e i n Merkmal als Intersexe aus : durch die Borsten. Die übrige Gesamtorganisation ist rein männlich, wenn auch von verschiedenem Entwicklungsgrad. Dabei ist besonders hervorzuheben : kleiner Schlundring, Samenschlauch, kein Hinterdarm, keine Analblasen. 3 Stücke.

III t 2/19. Fig. 19. Absolutes Alter 29 Tage. Rüsselalter 14 Tage. Mit grossem leerem Samenschlauch und zahlreichen reifen Spermienbündeln im Cölom. Eine grosse, in der Form etwas unregelmässige Borste.

I gb 2 b/2. Fig. 11,20. Abs. Alter 15 Tage. RZ. 6.45-7.25 h. RA. 9 Tage.

I gb 1 b/1. Abs. Alter 14 Tage. RZ. 3.55-4,35. RA. 9 Tage.

Beide Tiere besitzen viele Ballen von Spermatogenesestadien und einen Samenschlauch von embryonalem Aussehen mit angesetzter Trichteranlage. Bei beiden sind deutliche Borsten entwickelt, jedoch viel kleiner als bei III t 2/19. Das Tier b/2 steht den gemischten Intersexen noch näher, da ein rudimentärer Hinterdarm vorhanden ist.

Die männliche Determination des Samenschlauches ist eindeutig erfolgt. Der verschieden starke Entwicklungs g r a d steht in gewisser Parallele zu der Dauer der Rüsselzeit. Ebenso mag die Grösse der Borsten auf das verschieden lange Rüsselalter zurück zu führen sein. (Siehe Seite 98).

4. *Unternormale männliche Tiere*, mit kümmerlicher Ausbildung (typisch) männlicher Organe und Eigenschaften : Fig. 12-14. Ich möchte die dieser Gruppe angehörenden Larven nicht als Intersexe bezeichnen, weil ihnen die dazu notwendigen weiblichen Merkmale abgehen. Immerhin bilden diese *Kümmermännchen*, die bei unternormaler Rüsselzeit entstehen, eine abgeschlossene Gruppe, und könen als Uebergangsformen zu den normalen Männchen aufgefasst werden.

Es wurden 17 Tiere aus verschiedenen Zuchten genauer untersucht.

Die Rüsselzeiten variieren stark : 4 h 20′- 35 h.

Absolutes Alter . . . . . 22-39 Tage.

Rüsselalter . . . . . 11-23 Tage (vergl. S. 72).

Die äussere Körperform ist männlich, ebenfalls die Bewimperung der ganzen Oberfläche. Auch Mitteldarm, Bauchmark und Schlundring zeigen keine wesentlichen Abweichungen vom Normaltyp. Spermatogenesestadien und Spermien sind wie in den abgebildeten Typen recht reichlich, in andern Fällen jedoch spärlicher vorhanden.

Die Kümmerform tritt in erster Linie beim Samenschlauch zutage: Der Samensack ist von unfertiger, knolliger Form. Ein kurzer Ausführgang und ein Trichter sind gebildet, wodurch das ganze Organ oft eine charakteristische posthornartige Form bekommt. Der Trichter ist meist noch unvollendet. Der eigentliche Sack besitzt bei einigen Exemplaren bereits eine dünne Wandung und ein Lumen, das aber selten Spermien enthält. Bei anderen erinnert er durch die dickere Wandung noch an einen Embryonalzustand. Das ganze Organ wird, da diese Tiere schon ein RA von 11-23 Tagen haben, auch bei noch längerer Lebensdauer kaum mehr die normale Ausbildung erreichen.

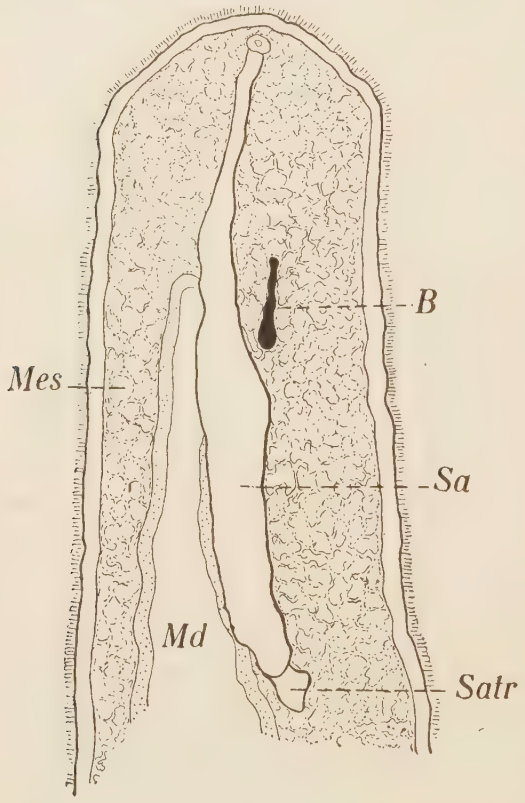


Fig. 19. III t 2/19. — Stark männlicher Intersex, Vorderende. $\frac{AA: 29\ T.}{RA: 14\ T.}$ RZ: 20-21 h. Nach Totalpräparat. Vergr. 330 ×

B, Borste; *Mes*, Mesoderm; *Sa*, Samenschlauch; *Satr*, sein Trichter; *Md*, Mitteldarm, z. Teil durch Sa verdeckt. Rumpf mit reicher Spermatogenese und vielen reifen Spermien. Ohne Hinterdarm und ohne Analblasen.

Die 2. auffallende Veränderung zeigt das Mesoderm der Kümmermännchen. Es ist im rein weiblichen Typus locker, wenig mächtig und umfasst ein geräumiges Coelom. Beim männlichen Typus ist es stärker entwickelt, dichter und beschränkt durch seine Mächtigkeit das Coelom auf enge Taschen. Bei vielen Kümmermännchen hat das Mesoderm im ganzen Körper einen lockeren, maschigen Bau von fast wabenartigem Aussehen, und steht damit zwischen den beiden reinen Geschlechtstypen. (vergl. Fig. 12 - 14).

5. *Ergebnis:*

a. Die beschriebenen Intersexe zeigen uns eine Stufenreihe von Mosaiktieren mit überwiegend weiblicher Organisation und schwachem männlichen Einschlag bis zu Tieren mit überwiegend männlicher Organisation und schwachem weiblichen Einschlag. Es ist wahrscheinlich, dass dabei die Dauer der Rüsselzeit eine wichtige Rolle spielt in dem Sinn, dass mit vermehrter Rüsselzeit der

männliche Einschlag zunimmt. Die Zahl der intersexuellen Tiere ist jedoch zu gering, diese Annahme zwingend zu beweisen. Jedenfalls spielen neben der Rüsselzeit auch noch andere Faktoren, in erster Linie die genetische Konstitution, mit hinein.

b. Intersexe entstanden, wie die Tabelle S. 72 zeigt, fast nur bei Zuchten mit einer Rüsselzeit von 3 ½ - 8 Stunden. Kümmermännchen dagegen entstanden bei Rüsselzeiten von 4 ½ - 35 Stunden. Während die Intersexe trotz der geringen Spanne von 3 ½ - 8 Rüsselstunden eine grosse Mannigfaltigkeit zeigen, zeigen die Kümmermännchen trotz dem grossen Unterschied in der Rüsselzeit einen bedeutend einheitlicheren Typus. Es besteht z. B. kein wesentlicher Unterschied zwischen Kümmermännchen, die 20 und solchen, die 30 Stunden am Rüssel parasitiert haben.

Diese Tatsache lässt sich leicht verstehen. Die entscheidende ♂ Determinationsphase liegt (mit wenigen Ausnahmen, Fig. 19) innerhalb der ersten 8 Rüssel-Stunden. Von den weiteren Rüsselstunden hängt nicht mehr die Determination, sondern nur noch der *Ausbildungsgrad* innerhalb des männlichen Typus ab. Die Folge ist, dass damit die Mannigfaltigkeit der Typen, die bei Rüsselzeiten von 3 ½ - 8 Stunden so gross ist, zugunsten der männlichen Organisation zurückgedrängt wird.

c. Es handelt sich teilweise um ein M o s a i k von *Organen* beider Geschlechter, wobei diese Organe selbst reingeschlechtig bleiben. Oder wenn die Intersexualität auf Ausfallserscheinungen beruht (wie Weibchen ohne Vorderdarm), so gehört dieser Ausfall wiederum ausschliesslich dem einen Geschlecht an. Teilweise kommt es zu einer Mischung männlicher und weiblicher Charaktere *innerhalb* derselben Organe, wie im Kopflappen, im Samenschlauch, im Mesoderm und im Coelom, eine Erscheinung, die im folgenden Kapitel genauer beschrieben wird.

VI. Entwicklung der einzelnen Organe bei Intersexen

Wir kennen aus der *Bonellia*-Literatur (Spengel 1879, Baltzer 1925, 1931 *1.* S. 126) die Topographie der indifferenten, schwärmenden Larve. Wir wissen ferner, dass die Larve in der Lage ist, je nach den Entwicklungsbedingungen zu einem männlichen oder weiblichen Geschlechtstier zu werden. Wie dies geschieht, zeigen uns eingehende Beobachtungen einzelner Organanlagen. Es lassen sich 3 Gruppen von Anlagen unterscheiden, die in ihrer Geschlechtszugehörigkeit wesentlich von einander abweichen :

1. Indifferente Anlagen der schwärmenden Larve, die sich in der weiblichen und männlichen Larve in gegensätzlicher Richtung weiterentwickeln. Hierzu gehören : das Urmundbläschen (entwickelt sich zu Vorderdarm oder

Samenschlauch [1]), der Vorderabschnitt (vergrössert sich bei weiblicher, verkleinert sich bei männlicher Entwicklung), der Schlundring (erweitert sich beim Weibchen, verengt sich beim Männchen), die Gonaden (entwickeln sich zu Eizellen oder zu Spermien).

2. Indifferente Anlagen, die sich bei weiblicher und männlicher Larve in *ähnlicher* Richtung, wenn auch in verschiedenem Ausbildungsgrad, weiterentwickeln. Hierher gehören : das Bauchmark (beim Männchen schwächer entwickelt als beim Weibchen), der Mitteldarm (beim Weibchen kurz, mit weitem Lumen, gegen Vorder- und Hinterdarm deutlich abgesetzt, beim Männchen langgestreckt mit engerem Lumen ; Vorder- und Hinterdarm fehlen).

3. Anlagen, deren Entwicklung sich nur im weiblichen Geschlecht vollzieht, die beim Männchen aber fehlen : Hinterdarm, Analblasen, Borsten. Ob sie in der indifferenten Larve überhaupt schon vorhanden sind, lässt sich nicht feststellen.

Im folgenden ist das Verhalten dieser verschiedenen Organanlagen bei den Intersexen geschildert.

Die Vorderdarm - Samenschlauch - Anlage

Den Kern dieser gemeinsamen Anlage bildet das Urmundbläschen. Es liegt bei der indifferenten Larve ventral in der Gabelung des Schlundringes als kleines ovales Bläschen mit geringem Lumen, aber ziemlich grossen, radiär gestellten Wandungszellen (Baltzer 1925, 1931 *1* Fig. 117/2).

Die erste *normale weibliche Weiterentwicklung* besteht in einer Vergrösserung des Lumens bei ungefähr gleich bleibender Wandstärke und radiärer Orientierung der Zellen. Hierauf folgt die Verbindung mit dem (inzwischen etwas verkürzten) Ende des Mitteldarmes, während zugleich eine flache Einsenkung des Ektoderms den Mund bildet. Damit entsteht ein Vorderdarm mit durchgehendem Lumen (ähnlich Fig. 4 dieser Arbeit).

Die *normale Entwicklung in männlicher Richtung*, also zum Samenschlauch, erfolgt anders. Hier entsteht nahe der Spitze des verkürzten Vorderabschnitts eine ektodermale dünne, schlauchförmige Einwucherung, die wahrscheinlich der seichten Mundbucht beim jungen Weibchen entspricht. Mit ihr verbindet sich ein im Schlundring gelegenes Säckchen (Material des Urmundbläschens ?), das wahrscheinlich den Sack des Samenschlauches liefert. Die Trichteranlage legt sich dem Säckchen sekundär

[1]) Die Beteiligung des Urmundbläschens an der Bildung des Samenschlauchs ist nach neueren Beobachtungen von Baltzer und Loosli weniger klar, als Baltzer in den zitierten Arbeiten angegeben hat.

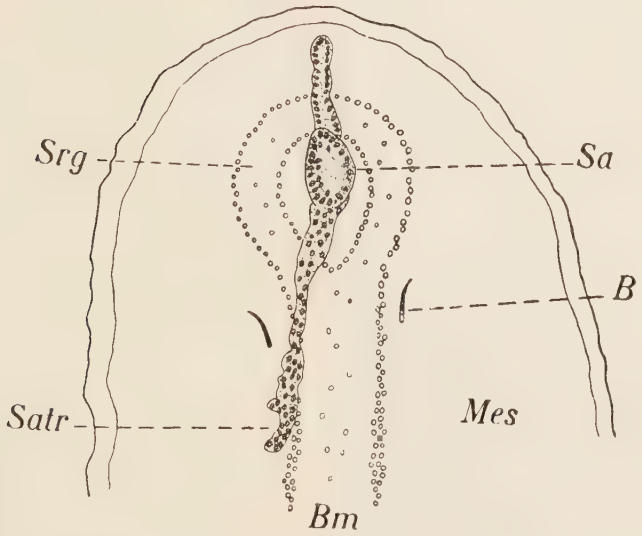


Fig. 20. I gb2b/2. — Embryonaler Samenschlauch im vordern Abschnitt eines stark männlichen Intersexes. Nach Totalpräparat. RA: 9 T. AA: 15 T. RZ: 6.45 - 7.25 h.

B, Borsten; *Bm*, Bauchmark; *Mes*, Mesoderm (nicht gez.); *Sa*, Samenschlauch; *Satr*, sein Trichter; *Srg*, Schlundring. Vergr 300 × (Abb. des ganzen Tieres: Fig. 11).

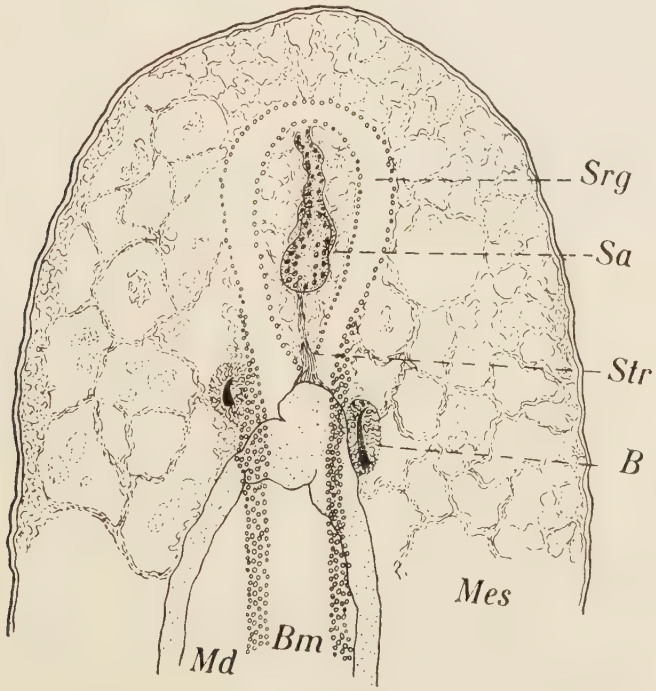


Fig. 21. XVI bbx/8 — Entwicklung des Samenschlauches. Embryonales Stadium bei einem stark gemischten Intersexen. AA: 23 T. RA: 10 T. RZ: 10.15 - 11.55. Nach Totalpräparat. Vergr. 330 ×

B. Borsten; *Bm*, Bauchmark; *Md*, Mitteldarm; *Mes*, Mesoderm (aufgelockert); *Sa*, Samenschlauch; *Srg*, Schlundring; *Str*, Strang. Abbildung des ganzen Tieres: Fig. 18.

als Zellknospe an (Baltzer, 1925, S. 232, 1931 *1*, S. 133; vergl. Fussnote S. 84).

Diese Entwicklung stützen verschiedene Ausbildungsstadien, deren wir mehrere bei Intersexen und Kümmermännchen antreffen. Fig. 21, 13, 11, 20. Die klarsten Fälle sind diejenigen, bei denen sich mit einem *urmundbläschenartigen* Sack ein enger Ausführungsgang (Fig. 21) eventuell auch ein Trichter verbindet, (wie Fig. 13, und Baltzer 1928 *1* Abb. B 1). Daran schliessen sich Fälle wie Fig. 11 und 20, wo sich ein ähnlicher, urmundbläschenartiger Sack vorfindet, der sich nach dem Trichter hin strangartig verlängert.

Fig. 22. I gb 1a/1. — Urmundbläschenpartie bei einem stark weiblichen Intersex. $\frac{\text{RA: 8/9 T.}}{\text{AA: 14/15 T.}}$ RZ. 3.55-4.35 h. Sagittalschnitt, phot. Vergr. 520 ×
Bm, Bauchmark; *Mb*, ektodermale Mundbucht; *Md*, Mitteldarm; *Str*, an den Mitteldarm ansetzender Strang; *Ubl*, Urmundbläschen; *Mes*, Mesoderm.

Ich betrachte nun zuerst die weiblichen, dann die männlichen intersexuellen Formen.

Bei unternormal *weiblichen Tieren* findet man das indifferente Urmundbläschen noch recht häufig an der charakteristischen Stelle im Schlundring (vergl. Fig. 5 und 15; Rüsselalter 5 und 6 Tage). Verglichen mit der Entwicklung der übrigen Organe ist das Vorhandensein eines noch indifferenten Urmundbläschens in diesen Stadium auffällig, da normalerweise schon ein kleiner Vorderdarm gebildet sein sollte. Wir müssen daraus entnehmen, dass die sehr kurze Rüsselzeit, entsprechend einer geringen Dosis aufgenommenen Rüsselstoffes, die normale weibliche Entwicklung zum Vorderdarm unterdrückte, zugleich aber auch noch zu schwach war, um die Bildung eines Samenschlauches auszulösen. Die Rüsselwirkung liegt also hier noch unterhalb der Reizschwelle für männliche Entwicklung. Die übrigen Organe haben sich weiblich weiterentwickelt.

An diese Fälle können wir in weiblicher Richtung 2 weitere Beispiele anschliessen, die beide zugleich auch zu etwas älteren Tieren gehören.

Fall I gb 1a 1, Rüsselalter 8 Tage. Fig. 22. Gesamtansicht Fig. 9.

Ventral stülpt sich das Ektoderm zu einer deutlichen Mundbucht ein. Ausserdem hat sich eine Ausbuchtung des Mitteldarmes gebildet. Das Urmundbläschen befindet sich dazwischen und legt sich dicht an die ekto-

dermale Einwucherung an, doch ist eine weitere Differenzierung oder Verbindung der Lumina nicht eingetreten. Die verminderte Weiblichkeit, d. h. die Intersexualität liegt hier wiederum lediglich im Zurückbleiben der weiblichen Vorderdarmanlage gegenüber normalen Weibchen, wo der Vorderdarm durchgebrochen ist.

Fall I gb 2b 1, Fig. 23.

Hier ist zwischen Darm und Urmundbläschen die Verbindung der Lumina bereits eingetreten. Dagegen fehlt die typisch weibliche Mundbucht. Statt dessen hat sich eine dünne, schlauchförmige Ektodermeinwucherung von männlichem Charakter gebildet, die dem Ausführgang eines Samenschlauches ähnlich ist. Dies lässt sich wie folgt erklären:

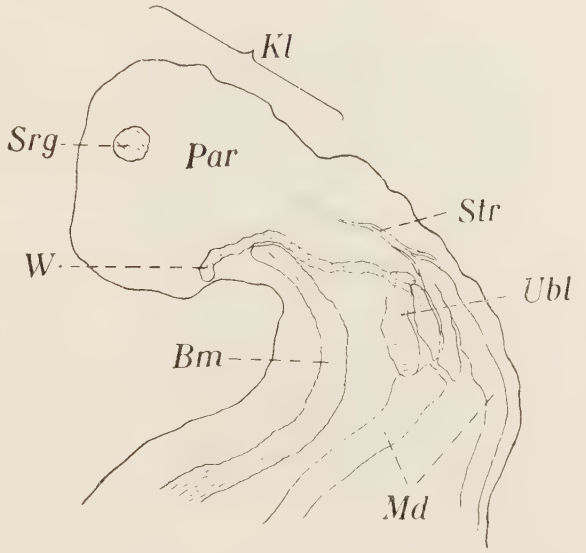


Fig. 23. I gb 2 b/1. — Stark weiblicher Intersex mit gehemmter Vorderdarmpartie $\frac{\text{RA}: 9\text{ T.}}{\text{AA}: 1.\text{ T.}}$ RZ: 6.45 - 7.25 h. Verg. 320 × Rekonstr. aus der Schnittserie.

Bm, Bauchmark; *Kl*, Kopflappen; *Md*, Mitteldarm; *Par*, dichtes Parenchym im Kl; *Srg*, Schlundring, quer geschnitten; *Ubl*, Urmundbläschen, seine Wandung geht in Darmwand über; *W*, ektodermale Einwucherung; Borsten nicht gez.

Infolge der sessilen Periode am Rüssel ist durch den aufgenommenen vermännlichenden Stoff die Samenschlauchentwicklung eingeleitet worden, hat aber nur das Ektoderm erfasst. Dann setzte offenbar die Rüsselwirkung aus und wurde durch eine weibliche Weiterentwicklung abgelöst; das Urmundbläschen legte sich am vorderen Bereich des Mitteldarmes an und trat mit ihm in offene Verbindung. Im übrigen ist die weitere Ausbildung des Rumpfes schon rein weiblich; sie ist mit Borsten und Analblasen in ihrem Entwicklungsgrad weiter fortgeschritten als die Urmundbläschenpartie (vergl. S. 66).

Bei den *stärker männlichen Intersexen* kommen wir zu den stark gemischten Fällen, die in höherem Alter (RA 17 Tage) neben Borsten und Analblasen schon einen deutlichen, wenn auch sehr kleinen Samenschlauch zeigen.

Meistens haben diese Samenschläuche einen rundlichen und sehr kleinen Sack, mit schlauchförmigem Ausführungsgang, oft mit funktionierendem

Trichter, was daraus hervorgeht, dass der Sack Spermien enthält : Fig. 7 und 17.

Als Vorstadien zu diesen Fällen können wir Individuen ansehen, wo der Ausführungsgang und der rundliche ganz kleine Sack schon deutlich sind, der Trichter aber noch fehlt : Fig. 18, 21 (Rüsselalter 10 Tage).

In andern Fällen hat sich an dem kleinen rundlichen Sack kein funktionierender Trichter, sondern eine unfertige, merkwürdig langgestreckte Trichteranlage ausgebildet (Fig. 11 und 20, Rüsselalter 9 Tage).

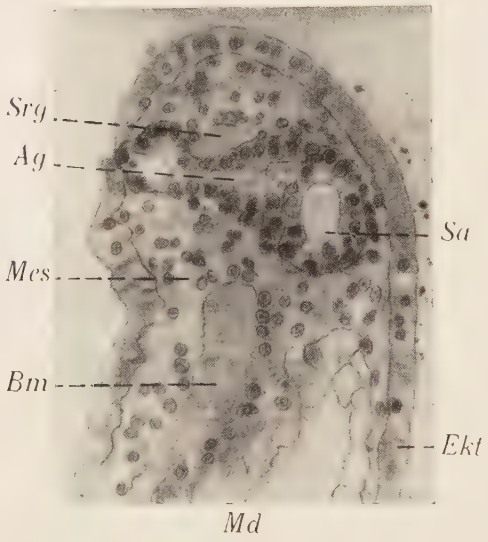


Fig. 24. III g 2 a. — Samenschlauch bei einem Kümmermännchen. AA : 16 T. RA : 5 T. RZ : 8 - 24 h. Sagittalschnitt, phot. Vergr. 520 ×

Rm, Bauchmark ; *Ekt*, Ektoderm ; *Mes*, Mesoderm ; *Md*, Mitteldarm ; *Sa*, Samenschlauch ; *Ag*, sein Ausführgang ; *Srg*. Schlundring (im Querschnitt) ; Trichter des Samenschlauches in diesem Schnitt nicht sichtbar, daher auch nicht gezeichnet.

Die Samenschläuche der *Kümmermännchen* zeigen uns ein ziemlich mannigfaltiges Bild. Es gibt wohl Fälle, wo diese Rüsselzeit vollständig genügt, um normale Samenschläuche zu erzeugen. In vielen Fällen aber bleibt der Sack trotz einem Parasitismus von 10 - 30 Rüsselstunden klein, plump und knollig, der Ausführungsgang kurz, der Trichter unfertig : Fig. 12, 13, 14, 24.

Ergebnis : Wir dürfen aus allen diesen Fällen schliessen, dass schon ein geringer Bruchteil der normalen Rüsselzeit zur Determination und Formbildung eines Samenschlauches genügt, dass aber eine endgültige, normale Ausbildung einen wesentlich längeren und kontinuierlicheren Anstoss durch Aufnahme von Rüsselstoff erfordert.

Baltzer hat in Versuchen mit abgekürzter Rüsselzeit im Jahre 1930 ein ähnliches Resultat gefunden (Baltzer 1931 *2*).

Doppelte Samenschläuche

Eine spezielle Erscheinung, die in Zuchten mit abgekürzter Rüsselzeit nicht selten anzutreffen ist, verdient noch besondere Erwähnung : Die Bildung doppelter Samenschläuche.

Baltzer hat 1925 eine ausführliche Beschreibung und Erklärung dieser interessanten Missbildung gegeben. Die 3 Fälle, die sich in meinem

Material vorfanden, bestätigen und erweitern seine damaligen Ergebnisse.

Fall 1. III t 3/16, RZ 23-24 h. RA 14 Tage. AA : 29 Tage. Fig. 25.

Das Tier ist ein gut ausgebildetes Männchen mit reichlicher Spermatogenese im Coelom und mit 2 Samenschläuchen von fast normaler Grösse. Beide enthalten Spermien, somit sind die Trichter gut entwickelt und funktionieren normal. Die in der Sagittalebene senkrecht übereinander liegenden Schläuche vereinigen sich beim Durchtritt durch den Schlundring zu einem gemeinsamen Ausführgang. Die Verbindung der beiden Lumina selbst erfolgt durch eine äusserst feine, im Schnittpräparat nachweisbare Oeffnung.

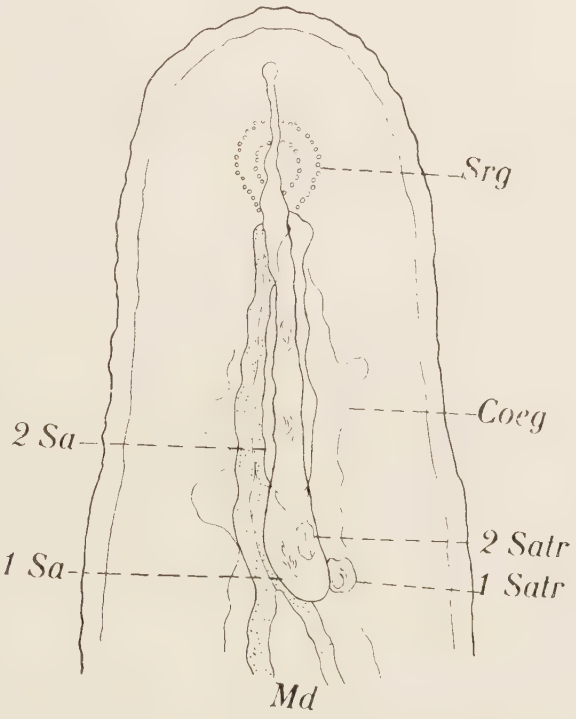


Fig. 25. III t 3/16. — Doppelte Samenschlauchbildung.
RA : 14 T. AA : 29 T. RZ : 23-24 h.
Nach Totalpräparat. Vergr. 280 ×

Die beiden Säcke liegen in der Sagittalebene übereinander; beide enthalten Spermien; *Coeg*, Coelomgrenze: 1. Sa/1 *Satr*, 1. Samenschlauch mit Trichter; 2. Sa/2. *Satr*, 2. Samenschlauch mit Trichter; *Srg*, Schlundring; *Bm.* Bauchmark nicht gezeichnet; *Md*, Mitteldarm.

Fall 2. III t 5/17, RZ 29-31 h. RA 13 Tage. AA : 29 Tage. Fig. 26.

Dieses Tier, wieder ein Männchen, ist nicht ganz so weit entwickelt wie No. 1 : Die Spermatogenese im Coelom ist weniger reichlich, reife Spermien sind gar nicht vorhanden, auch sind die Coelomtaschen nicht deutlich abgegrenzt. Die beiden Samenschläuche liegen nebeneinander. Beide zeigen normalen Bau, doch ist der eine länglich, der andere dagegen mehr rundlich dick und steht durch einen seitlich ansetzenden Gang mit dem ersten in Verbindung. Der gemeinsame Ausführgang ist kurz. Beide Trichter sind gut ausgebildet.

Fall 3. III t 3/17, RZ 23-24 h. RA 14 Tage. AA 29 Tage. Fig. 27.

Dieser Fall, ein sonst ganz normales Männchen, weist nur einen Samenschlauch auf. Der Samensack ist von nicht ganz normaler Länge und enthält zahlreiche Spermien. An seinem hinteren Ende ist in normaler

Lage ein Trichter, der gut funktionierte. Ein einziger Ausführgang mündet nach aussen. Ausserdem findet sich aber an seinem vorderen Ende nahe dem Ausführgang ein nach hinten gebogener zweiter Trichter, der im Leben deutliche Flimmerung zeigte. Ob dieser zweite Trichter eine ganze, aber missbildete Sackanlage darstellt oder nur als reine Trichteranlage zu verstehen ist, kann nicht entschieden werden.

Verglichen mit den von Baltzer zitierten Fällen (vergl. B. 1925 p. 249) zeigen diese 3 Fälle eine wertvolle Ergänzung, weil mit Sicherheit festge-

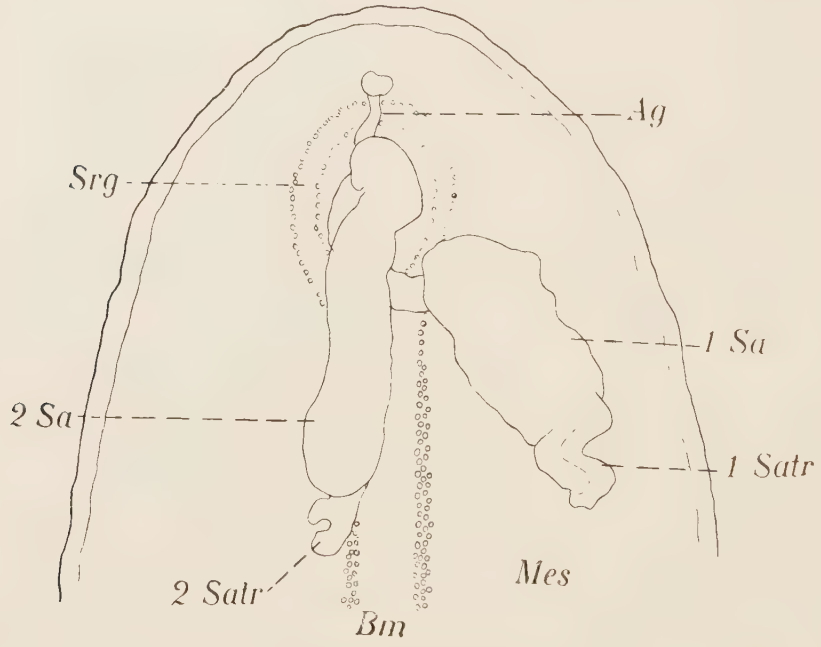


Fig. 26. III t 5/17. = Doppelte Samenschlauchbildung. RA: 13 T. / AA: 29 T. RZ: 29-31 h.
Nach Totalpräparat. Vergr. 430 ×

Bm, Bauchmark; *Mes*, Mesoderm (nicht gez.); 1. S./1. *Satr*, 1. Samenschlauch mit Trichter; 2. Sa/2 *Satr*, 2. Samenschlauch mit Trichter; *Ag*, gemeinsamer Ausführgang; *Srg*, Schlundring.

stellt werden konnte, dass beide Säcke in einem *gemeinsamen* Gang nach aussen münden. Damit erfährt auch die Annahme Baltzers, wonach der eine Schlauch selbständig aus der ektodermalen Einwucherung, der andere aus dem Material des Urmundbläschens hervorgeht, eine weitere Unterstützung.

Alle bisher beobachteten 5 Fälle (einschliesslich derer von Baltzer) lassen sich in eine interessante, wenn auch nicht vollständige Stufenreihe einordnen: Es gibt Tiere, in denen die beiden Samenschläuche gleichwertig ausgebildet sind (2 Fälle aus meinem Material); an sie lassen sich

Fälle anschliessen mit einem normalen, grossen und einem kleinen unternormalen Schlauch, beide mit Trichter (Baltzer 1925 Fig. G). Den Schluss der Reihe bildet der von Baltzer abgebildete Fall (1925 Fig. H), wo ein normaler Schlauch mit Trichter und ein « erweitertes Urmundbläschen » kombiniert sind. Ob mein Fall No. 3 (ein Samenschlauch und ein zweiter Trichter) auch hierher gehört, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden.

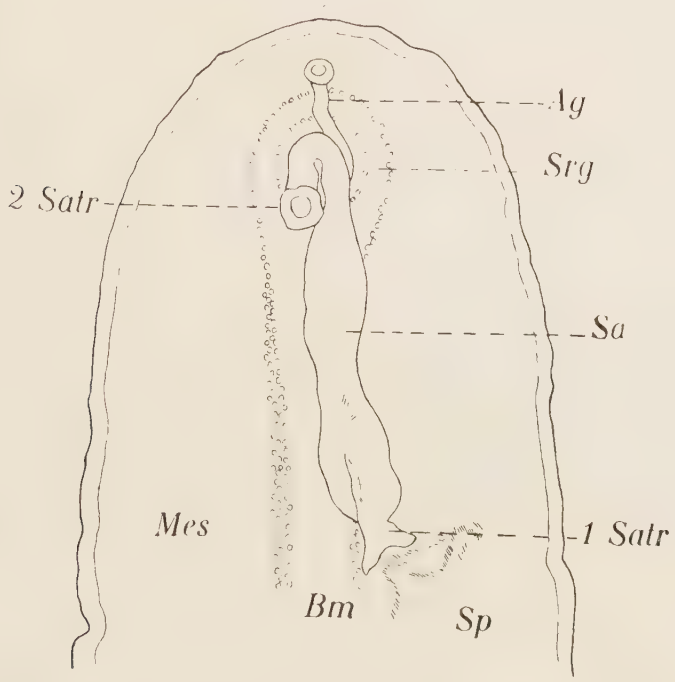


Fig. 27. III t 3/17. — Männchen mit abnormem Samenschlauch. Nach Totalpräparat.
AA: 29 T.
RA: 14 T.
RZ: 23-24 h. Vergr. 330 ×

Bm, Bauchmark; *Mes*, Mesoderm, (nicht gez.); *Sa*, Samenschlauch mit Spermien; 1. *Satr*, normaler Trichter; 2. *Satr*, anormaler, zweiter Trichter; *Ag*, Ausführgang; *Srg*, Schlundring.

Wie bei Baltzer (1925) entstanden doppelte Samenschläuche in meinen Fällen nur in Zuchten mit mittlerer Rüsselzeit (ca. 20-30 Std.). In Zuchten mit sehr geringer oder mit normaler Rüsselzeit (4 Tage) entstanden nie Verdoppelungen.

Eine Ausnahme bildet das in Textfigur H (Baltzer 1925) abgebildete Tier, das einer Weibchenzucht ohne Rüsselwirkung entstammt und eines der späten Individuen mit männlicher Tendenz darstellt.

Das Dorsalgefäss

Ich habe bei der Besprechung der stark weiblichen Intersexe einen Strang aus mesodermalem Gewebe erwähnt, der sich von dem blinden vordern Ende des Mitteldarmes in der dorsalen Mediane nach vorn zieht und in das Kopflappenparenchym des Urmundbläschenbereichs übergeht. Die Form ist wechselnd; in seiner typischen Ausbildung umschliesst er mit dem basalen Ende die ganze Vorderkuppe des noch geschlossenen Mitteldarmes, und verjüngt sich nach vorn. Seine Zellen, deren Kerne in Form und Grösse mit denen des Mesoderms übereinstimmen, sind spindelförmig und in der Längsrichtung des Stranges orientiert. Eine deutliche Abgrenzung nach vorn im Parenchym, oder eine Beziehung zum Urmundbläschen habe ich nie beobachten können.

Entscheidend für die Deutung dieses Stranges sind die beiden oben besprochenen Fälle stark weiblicher Intersexe (I gb 1a/1 und I gb 2b/1 Fig. 22, 23). Das vordere Ende des Mitteldarmes zeigt dort 2 Vorwölbungen, deren eine mehr ventral gelegene bereits mit dem Urmundbläschen in Verbindung getreten ist, während an der zweiten, dorsalen sich der Strang ansetzt. Die Zellen des dorsalen Fortsatzes sind deutliche Mitteldarmzellen und sind von einem Peritoneum überzogen, das in den Strang übergeht. Es ergibt sich aus dieser Topographie mit Sicherheit (was Baltzer in seiner Arbeit von 1914 Seite 19 u. f. vermutet hat), dass wir es hier mit einer Anlage des späteren Dorsalgefässes zu tun haben. Es liegt auch im erwachsenen Tier an dieser Stelle und verläuft vom Darm in dorsaler Richtung nach dem Kopflappen, wo es in dessen medianes Gefäss übergeht. (vergl. Baltzer 1931 *1*, Fig. 77, 78, 115, *Echiurus* und *Bonellia*).

Mitteldarm und Hinterdarm

Bei der *indifferenten Larve* stellt der Darm einen ovalen, blind geschlossenen Sack dar, der vom Ende des Bauchmarks nach vorn bis in den Schlundring reicht. Der Darm des *Männchens* ist ähnlich, spindelförmig, blind geschlossen, jedoch in der Vorderregion enger als bei der indifferenten Larve. Er reicht vom hintern Rand des Schlundrings bis an das hintere Ende des Bauchmarks. In der Form zeigt er meistens mehr oder weniger starke Einschnürungen, die vor allem durch dorsoventrale Muskelstränge des Mesoderms hervorgerufen werden. Diese sind jedoch nicht mit der Darmwand verwachsen, und gestatten dem Darm pulsierende Bewegungen in der Längsrichtung. Der hinterste kurze Abschnitt hat kein Lumen und besteht aus einem länglichen Zelpfropf, der sich nach hinten zu verjüngt, ohne aber an dieser Stelle mit dem Ektoderm in Verbindung

zu treten. Die Darmwand ist einschichtig und besteht aus ziemlich regelmässigen, polygonalen Zellen mit grossen Kernen.

Der Mitteldarm des *Weibchens* ist im Verhältnis zum Rumpf bedeutend kürzer, aber stärker aufgebläht und geht, wenn auch nicht mit scharfer Abgrenzung in den englumigen, schlauchförmigen Hinterdarm über. Dieser zieht sich beim jungen embryonalen Weibchen gerade oder in schwachem Bogen, bei ältern in mehreren Windungen nach hinten und mündet im Ektoderm durch den After nach aussen. Bei beiden Geschlechtern finden wir dem Darm dicht anliegend die Splanchnopleura, gekennzeichnet durch zahlreiche, sehr kleine, stark färbbare Kerne.

Die *Afterbildung* geht in der Weise vor sich, dass sich das Ektoderm an der Stelle, wo es vom hintersten Teile des Hinterdarms berührt wird, in einer kleinen Bucht nach innen, dem Darm entgegenwölbt. Ektoderm und Entoderm treten in innige Verbindung und der Durchbruch des Afters erfolgt. (vergl. Fig. 28).

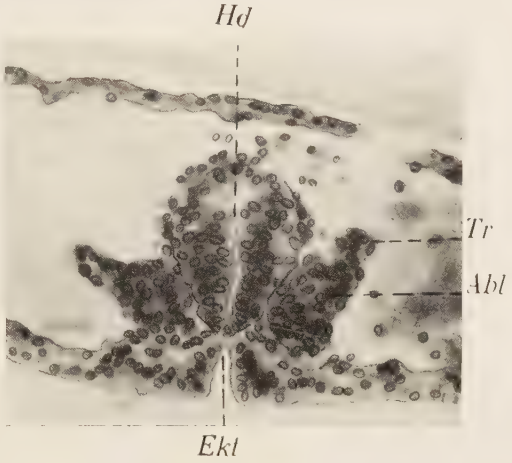


Fig. 28. I g b 1a/1. — Afterbildung bei einem stark weiblichen Intersex. (Fig. 9. RA: 8/9 T. AA: 14/15 T. RZ: 3 55 - 4.35 h. Querschnitt phot. Vergr. 520 ×
Abl, Analblasenknospe mit Trichteranlage (Tr.); *Ekt*, Einsenkung des Ektoderms; *Hd*, Hinterdarm mit spaltförmigem Lumen dicht am Ektoderm.

Die *stark weiblichen Intersexe* besitzen, der vorwiegend weiblichen Entwicklung entsprechend, alle einen mehr oder weniger gut differenzierten Hinterdarm. Dieser kann in verschiedenen Formen auftreten, vom kurzen, geraden, leicht konischen Verbindungsstück zwischen Mitteldarm und Ektoderm bis zum mehrfach gewundenen, typisch weiblichen Hinterdarm (Fig. 5, 8, 9, 10, 15, 16). In allen Fällen besteht die Wandung aus den gleichen, grossen Zellen wie beim Mitteldarm. Bei jungen oder in der Entwicklung zurückgebliebenen weiblichen Intersexen finden wir noch kein Lumen, indem die Wandungen dicht aufeinander liegen. Hat sich aber (ein häufiger Fall) der Durchmesser des Hinterdarms vergrössert, so ist das spätere Darmlumen vorerst von einem lockeren, schwammig maschigen Material (ohne Kerne) erfüllt. Später verschwindet dieses Netzwerk und das Lumen des Mitteldarmes setzt sich durch den ganzen Hinterdarm bis zum After fort.

Bei der Deutung der einzelnen Fälle muss natürlich die Dauer der weiblichen Entwicklungsphase, also das Rüsselalter (vergl. S. 76) stark

in Betracht gezogen werden. Wir finden denn auch, dass Tiere von annähernd gleicher Rüsselzeit, aber von verschiedenem Rüsselalter verschieden weit entwickelte Hinterpartien aufweisen. Ich zitiere 2 Beispiele:

Unter mehreren jüngeren Tieren (RA 9 Tage) mit der durchschnittlichen Rüsselzeit von 3 ½ - 8 Stunden finden wir bei einzelnen einen geraden Hinterdarm, der im Analfeld mit dem Ektoderm schon verwachsen sein kann; bei dreien (Fig. 8, 9, 10) ist ausserdem das Ektoderm des Analfeldes bereits zur Afterbucht eingestülpt, ein vollständiger Durchbruch jedoch noch nicht erfolgt (vergl. Fig. 28). Dagegen besitzt ein älterer Intersex aus einer andern Zucht, mit ungefähr gleicher RZ (5.30 - 8 h.) aber mit einem Rüsselalter von 17 Tagen, schon einen stark gewundenen Hinterdarm mit After (Fig. 16).

Von den *stark gemischten Intersexen* wird dieses Stadium kaum erreicht. Der Hinterdarm bleibt auch bei alten Tieren (RA 17 Tg.) immer gerade (Fig. 7 u 17). Er reicht zwar bis zum Ektoderm des Analfeldes; es kann sogar eine mehr oder weniger intensive Verschmelzung mit der Analwand eintreten. Das Lumen bleibt immer sehr eng. Meist liegen die Wandungen noch dicht aneinander, nur hie und da eine enge Spalte freilassend. Eine ektodermale Bucht oder ein After sind nie vorhanden.

Die *stark männlichen Intersexe* und die *Kümmermännchen* endlich zeigen im allgemeinen eine normale männliche Ausbildung des Mittel- und Hinterdarmes. Eine geringe Verschiedenheit lässt sich höchstens in Form und Grösse des pfropfartigen Hinterendes des Mitteldarmes erkennen, allerdings ohne dass sich diese Varianten mit der Frage der Intersexualität in Beziehung setzen liessen. Denn obschon ich zahlreiche Männchen mit verschiedener Rüsselzeit daraufhin untersuchte, ist es mir doch nicht gelungen eine Gesetzmässigkeit festzustellen. Doch scheint mir ein wohl ausgebildeter Pfropf spezifisch zu sein für gut entwickelte Männchen, mögen sie nun kürzere oder längere Zeit am Rüssel parasitiert haben. In einem Material, und zwar bei 3 parallelen Zuchten, die unter annähernd gleichen Bedingungen gehalten wurden, zeigte sich mit zunehmender Rüsselzeit und Vermännlichung auch eine zunehmend stärkere Ausbildung des Pfropfes. Eine 4. Zucht des gleichen Materials mit auffällig geringer Spermatogenese, trotz längerer Rüsselzeit, wollte sich dieser Regel nicht fügen.

Die Analblasen

Zeitlich ungefähr parallel mit dem Verwachsen von Hinterdarm und Analfeld und mit der Afterbildung selbst, beginnt die Entwicklung der beiden Analblasen. Diese typischen weiblichen Organe sind wie der Hinterdarm hauptsächlich bei Intersexen der 1. Gruppe anzutreffen, und nur

vereinzelt bei den stark gemischten Intersexen. Ihr Ausbildungsgrad ist verschieden, je nach dem Alter des Tieres.

Normalerweise zeigen sich die ersten Anlagen in jungen Weibchen mit kleinen Borsten als deutlich abgegrenzte Zellgruppen zu beiden Seiten des Hinterdarmendes. Dann bekommen diese Komplexe eine mehr längliche Form, sie liegen nun zu beiden Seiten des Hinterdarm - Endes in dem durch das Verschmelzen von Hinterdarm und Ektoderm gebildeten Winkel (entsprechend Fig. 28). Jetzt beginnt sich auch deutlich die Anlage des Trichters abzuheben in Form eines knopfartigen Zellenklümpchens, das dem grösseren Komplex des Analblasenkörpers aufsitzt. Dieser selbst erfährt eine auffällige Vergrösserung, verbunden mit der Bildung eines eigenen Lumens, das durch den später ausgebildeten Trichter mit dem Coelom in Verbindung tritt. Damit sind die Analblasen bei etwas älteren embryonalen Weibchen zu 2 länglichrunden Blasen geworden, die frei ins Coelom ragen und je einen kurzen Trichter besitzen (Fig. 2). Der Durchbruch nach der Afteröffnung hin scheint recht spät zu erfolgen. Wenigstens habe ich in keinem der beobachteten Fälle die Bildung der äusseren Oeffnung erkennen können.

Bei den Intersexen der ersten und zweiten Gruppe finden wir Analblasen sehr verschiedenen Entwicklungsgrades von der einfachen Knospe bis zum typischen Bläschen mit Trichter. Die Fig. 15 zeigt erst kleine Zellanhäufungen, bei Fig. 8, 9, 10 sind diese vergrössert. Erstgenannte Figur gehört zu einem Tier mit 6, die übrigen drei zu Tieren mit 8/9 Tagen Rüsselalter. Bei dem Tier Fig. 8, mit einem Rüsselalter von 9 Tagen, haben sich hohle Säckchen ausgebildet und die Trichter angelegt. Bei Fig. 7 sind beide Teile noch weiter entwickelt, und bei Fig. 16 erreichen die Analblasen den Ausbildungsgrad wie bei normalen jungen Weibchen. Beide Tiere haben ein Rüsselalter von 17 Tagen bei einer Rüsselzeit von $3\frac{1}{2}$ - 8 Stunden.

Ich fand Analblasen (in Anlage oder fertig ausgebildet) nur, wenn auch ein Hinterdarm vorhanden war (17 Fälle), niemals aber, wenn der Hinterdarm fehlte. Ich möchte dies hier aber lediglich feststellen, ohne eine entwicklungsgeschichtliche Abhängigkeit ihrer Bildung vom Hinterdarm andeuten zu wollen. Von der Entwicklung des Afters ist die Analblasenbildung unabhängig.

In einem späteren Kapitel werden wir auf diese Frage noch speziell zurückkommen (S. 104).

Die Borsten

Es bleibt uns noch ein typisch weibliches Merkmal zu betrachten: die Borsten. Ihre Lage bei der jungen weiblichen Larve, dicht hinter der Gabelung des Bauchmarks in die Schlundringschenkel, ist bekannt (Fig. 2).

Normalentwicklung : Die Borstensäcke, in denen die Borsten gebildet werden, sind zuerst deutlich abgegrenzte, rundliche Zellenanhäufungen dicht unter dem Ektoderm (ähnlich Fig. 29). Zuweilen schon am Totalpräparat, meist aber erst in der Schnittserie, sehen wir beim etwas älteren Tier (einige Tage nach Beginn der weiblichen Peristaltik) in diesem Zellklumpen ein kleines, heller gefärbtes Spitzchen , die erste Anlage der Borste selbst. Das Spitzchen vergrössert sich und wird gestreckt sichelförmig (cf. Fig. 30). Nach einigen Tagen hat sich die Borste durch basales Wachstum verlängert. Die mehr oder weniger abgebogene Spitze sitzt nun an dem verlängerten geraden Schaft, der sich von der Basis nach der Spitze hin immer mehr verjüngt (cf. Fig. 31). Im noch älteren Stadium ragt die Borstenspitze aus dem Ektoderm heraus, während der basale Teil in dem nun etwas zurückgebildeten Säckchen steckt.

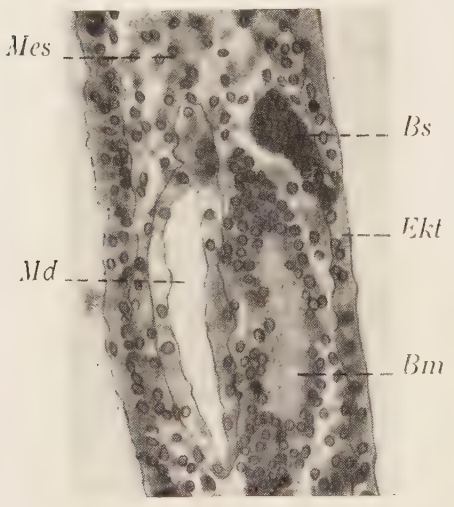


Fig. 29. I ga 1a/2. — Borstensäckchen bei stark weiblichem Intersex. (Fig. 8).
RA: 9 T. AA: 15 T. RZ: 3 55 - 5 35 h. Querschnitt, phot. Vergr. 520 ×
Bm, Bauchmark ; *Bs*, Borstensäckchen ; *Ekt*, ventrales Ektoderm ; *Mes*, Mesoderm ; *Md*, Mitteldarm.

Ausbildung der Borsten bei den Intersexen. Die Borsten sind als weibliche Organe bei Tieren mit stark weiblichem Einschlag zu erwarten. Wir finden sie denn auch vorherrschend bei den stark weiblichen Tieren der ersten Gruppe , allerdings in wechselnder Ausbildung, je nach Alter und Rüsselzeit :

14 stark weibliche Intersexe (Weibchen ohne Vorderdarm) dieser Gruppe mit einem Rüsselalter von 5-9 Tagen haben kleine, sichelförmige Borsten mit Längen zwischen 10 und 40 μ. (Fig. 15, 10, 5, 30). Das Tier Fig. 6 (RA 5Tge) hat überhaupt noch keine Borsten, sondern nur einen Borstensack auf der einen Seite. Ein weiteres Weibchen dieser Gruppe, Fig. 16, ebenfalls ohne Vorderdarm, aber mit einem Rüsselalter von 17 Tagen, wies bedeutend längere Borsten auf (70 μ), die mit ihrer Spitze bereits aus dem Ektoderm heraustraten.

Von den *3 stark gemischten Intersexen* hatte das eine Tier (Fig. 21) mit einem Rüsselalter von 10 Tagen wieder nur kleine, sichelförmige Borsten ausgebildet, während die 2 andern Intersexe (Fig. 7, 31, 17) mit einem Rüsselalter von 17 Tagen sehr gut ausgebildete Borsten besitzen (Längen 72 , 80 μ), die mit ihrer Spitze z. Teil schon aus dem Ektoderm heraus-

ragen. Die *stark männlichen Intersexe* zeigen dieselben Verhältnisse: Fig. 11 bezeichnet ein Tier mit einem Rüsselalter von 9 Tagen, und recht kleinen Borsten, Fig. 19 ein Tier mit Rüsselalter von 14 Tagen und einer, grossen, abnorm geformten Borste.

Es besteht also in allen 3 Gruppen ein deutlicher Zusammenhang zwischen Rüsselalter der Larven und Grösse der Borsten. Dies ist um so auffälliger, als es sich um Larven handelt, die deutlich verschieden lang am Rüssel parasitiert haben. (RZ: 1. Gruppe 3 ½ - 8 h. 2. Gruppe 5 ½ - 11 h., 3. Gruppe 4 - 20 h).

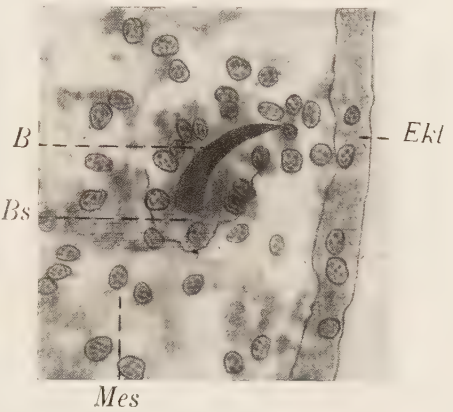


Fig. 30. I gb 1a/1. — Unfertige, sichelförmige Borste, bei einem stark weiblichen Intersex. (Fig. 9). RA: 8/9 T. AA: 14/15 T. RZ: 3,55-4 35 h. Sagittalschnitt phot. Vergr. 920 ×. *B*, Borste in Borstensäckchen (Bs); *Ekt*, ventrales Ektoderm: *Mes*, Mesoderm.

Bei der Deutung dieser Ergebnisse müssen wir 2 Phasen der Borstenentwicklung auseinanderhalten: Wir müssen die Anlage des Borstensackes und die *Determination* der Borste vom Borstenwachstum trennen. Ob Borsten überhaupt angelegt werden oder nicht, entscheidet in hohem Masse die Dauer der Rüsselzeit. Sie treten mit einer Ausnahme in meinem Material nur auf bei Larven mit 11 Stunden RZ und weniger (20 Fälle). Die Borstenanlage vermag sich also normalerweise nur bei kürzerer Rüsselzeit zu entwickeln.

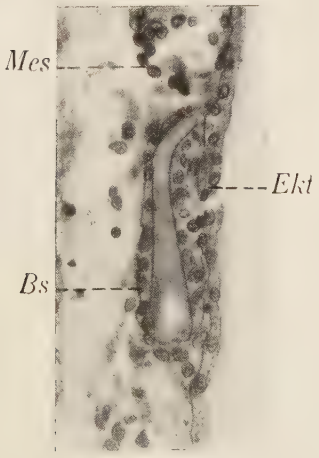


Fig. 31. III L 2/19. — Gut entwickelte Borste bei einem stark gemischten Intersex. (Fig. 7). RA: 17 T. AA: 26 T. RZ: 5.30 - 8 h. Sagittalschnitt phot. Vergr. 520 × Borste in Borstensäckchen (Bs); *Ekt*, ventrales Ektoderm; *Mes*, Mesoderm mit zahlreichen Kernen.

Parasitierten die Larven länger, so wurden niemals mehr Borsten gefunden: Sehr zahlreiche Fälle mit über 11 Std. Die obenerwähnte einzige Ausnahme bildet ein Männchen von 20 Std. Rüsselzeit, (III t 2/19) das neben sonst männlicher Organisation eine abnorm geformte Borste entwickelt hat. Vergl. Fig. 19.

Anders verhält sich das nachherige Wachstum: Ist die Borste einmal determiniert, so ist für ihr Wachstum nur noch die weitere Lebensdauer des

Tieres massgebend. Eine Nachwirkung des Rüsselparasitismus besteht nicht.

Man könnte sich denken, dass die Determination der Borste durch die zur Intersexualität führende geringe Rüsselwirkung nahe an das Minimum heruntergesetzt wird. In diesem Sinne lässt sich auch die Tatsache deuten, dass ca. 30 % (von 17 Fällen) der untersuchten stark weiblichen Intersexe nur auf einer Seite eine Borste bilden, während auf der andern Seite der Partner fehlt. Auch diese einseitigen Borsten sind von normaler Grösse, was wieder für die obige Annahme spricht, dass das Borstenwachstum, wenn einmal die Determination erfolgt ist, als unabhängiger und ungehemmter Differenzierungsvorgang, lediglich dem Alter entsprechend kontinuierlich verläuft.

Unklar bleibt, warum unter den stärker weiblichen Intersexen hie und da Borsten fehlen, obschon sie, nach der übrigen Organisation (vor allem Hinterdarm), zu erwarten wären.

Die Gonaden

In diesem letzten Abschnitt kommen wir noch zur Besprechung der Gonaden. Sie müssen uns ja besonders interessieren, da auch sie der metagamen Geschlechtsbestimmung unterliegen. Trotzdem aber ist das Ergebnis, wie sich zeigen wird, für das Problem der Intersexualität nur gering. Dies hängt mit der Besonderheit der normalen Geschlechtszellenentwicklung zusammen, der wir uns zunächst zuwenden müssen.

Normalentwicklung: Beim jungen Weibchen finden wir die Gonade nach Spengel (1879) und Baltzer (1914 S. 4; 1931, *1*, S. 142) im hintern Körperdrittel an dem längs dem Bauchmark verlaufenden ventralen Blutgefäss. Sie besteht aus mehreren kleinen, geschlechtlich noch indifferenten Zellhäufchen, die durch grosse, runde und helle Kerne auffallen und kleinen Trauben gleich frei ins Coelom hängen, ähnlich Fig. 32; vergl. ausserdem Fig. 2. Erst das herangewachsene, etwa 2 jährige Weibchen besitzt an der gleichen Stelle ein reifes Ovar.

Dagegen fallen uns schon beim 2-3 Wochen alten Männchen (Fig. 3) die in den von der Somatopleura gebildeten Coelomtaschen flottierenden Spermienbündel auf; meistens sind zahlreiche Spermien zu büschelförmigen Kränzen (Sp) vereinigt, die als locker zusammenhängende Gebilde von der Coelomflüssigkeit hin und her geschoben werden. Als vorhergehendes Stadium finden wir, ebenfalls im Coelom, Hohlkugeln (Sp_1), aus zahlreichen Zellen mit stark färbbaren Kernen bestehend, die ihrerseits wieder aus ähnlichen aber unregelmässigen Klümpchen (Sp_2) grösserer Zellen entstanden sind. Das Ausgangsglied dieser Kette bilden schliesslich kleine Klumpen von 8 - 2 grösseren Urgeschlechtszellen, die ganz das Aussehen

der Urgeschlechtszellen am Bauchmark der embryonalen Weibchen haben. Es sind also, trotz der später divergierenden Geschlechtszellenbildung, die Urgeschlechtszellen in beiden Geschlechtern einander gleich oder mindestens äusserlich sehr ähnlich. Bonellia schliesst sich damit trotz ihrem starken Geschlechtsdimorphismus den übrigen Echiuriden an. Die Geschlechtszellen des Echiurus echiurus sind schon von Spengel (1880) beschrieben worden: « Die Keimdrüsen sind bei allen Individuen [beider Geschlechter] vollkommen gleich gebaut und erzeugen Elemente, die sich in nichts von einander unterscheiden, sodass man eigentlich nicht wohl von Hoden und Ovar, sondern nur von einer indifferenten Geschlechtsdrüse reden kann ».

Ueber den Entstehungsort der männlichen Ursamenzellen herrscht noch einige Unklarheit. Ich konnte feststellen, dass sich bei fast allen männlichen Tieren am Ventralgefäss des Bauchmarkes ebensolche Trauben von Urgeschlechtszellen befinden, wie wir sie beim embryonalen Weibchen kennen gelernt haben (Fig. 3, cf. Fig. 33). Von diesen Trauben lösen sich Zellen ab, und bilden nach mehrmaliger Teilung jene oben erwähnten Hohlkugeln, aus denen dann schliesslich die Spermien entstehen.

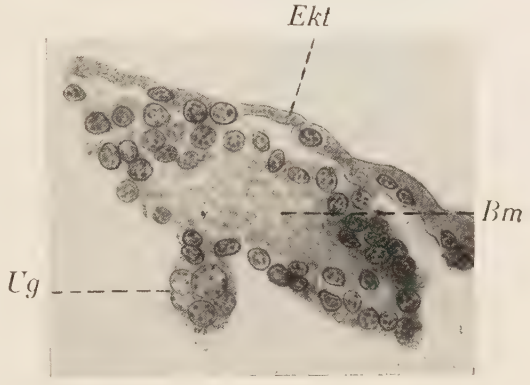


Fig. 32. III g 1a/1. — Urgeschlechtszellen am Bauchmark eines stark weiblichen Intersexes (Fig. 15)
AA: 14 T. RA: 6 T. RZ: 3 1/2 - 4 1/2 h. Querschnitt, phot. Vergr. 120×
Bm, Bauchmark; *Ekt*, ventrales Ektoderm; *Ug*; Urgeschlechtszellen in Klümpchen.

Soweit ich an meinem Material feststellen konnte, scheint mir die ganze Spermatogenese nach Ausbildung des Peritoneums von den Urgeschlechtszellen am Bauchmark auszugehen.

Dagegen vermutet Spengel (1879) den Entstehungsort der männlichen Ursamenzellen im lateralen Mesoderm, weil er dort vereinzelte Gruppen von 4 und mehr Geschlechtszellen vorfand. Ob sie vom Bauchmark nach der Ablösung dorthin gewandert oder autochthon dort entstanden sind, möchte ich unentschieden lassen.

Wir treffen die Urgeschlechtszellen, wo sie nun auch entstehen mögen, sowie die verschiedenen Stadien der Spermatogenese, nicht nur bei jungen männlichen Larven, sondern auch bei alten, aus dem Pharynx erwachsener Weibchen herausgeschnittenen Männchen. So scheint es mir gerechtfertigt, die Spermatogenese nicht als einmaligen larvalen, sondern als k o n t i n u i e r l i c h e n Vorgang zu betrachten. Ob dies allerdings für die ganze

Lebensdauer des Männchens (ungefähr 6 - 8 Monate) zutrifft, kann heute noch nicht gesagt werden.

Intersexe: Fast alle Tiere besitzen am Bauchmark die erwähnten Klumpen von Urgeschlechtszellen, allerdings in wechselnd starker Ausbildung Fig. 5, 10, 11, 13-18, 33. Da diese Anlage aber, wie oben hervorgehoben wurde, in den Jugendstadien beider Geschlechter gleich gebaut ist, ist es unmöglich, aus diesen Zellen allein auf den intersexuellen Charakter zu schliessen. Etwas mehr ergibt sich, wenn wir die verschiedenen Intersextypen und die Spermatogenese selbst vergleichen. Bei den stark weiblichen Intersexen fehlt die Spermatogenese mit Ausnahme der Fälle von Fig. 6 und 10, und anderen von Baltzer zitierten Fällen vollkommen (Baltzer 1914 S. 19, 1925 S. 256: « Spermaweibchen »). Die Klumpen am Bauchgefäss fallen ja nicht unter den Begriff der Spermatogenese.

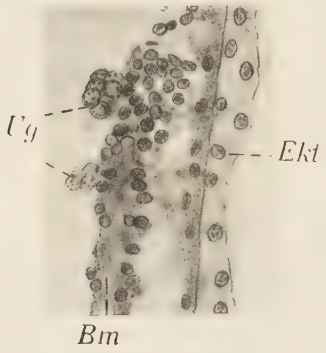


Fig. 33. III L 2 20. — Urgeschlechtszellen am Bauchmark eines stark gemischten Intersexes (Fig. 17).
AA: 26 T
RA: 17 T. RZ: 5.30 - 8 h. Sagittalschnitt
phot. Vergr. 520 ×
Ug, Urgeschlechtszellen in Klümpchen; *Bm*, Bauchmark; *Ekt*, Ektoderm.

Auch bei den stark gemischten Intersexen, die als weibliche Merkmale nur noch Borsten und Hinterdarm aufweisen, ist sie gering; bei den stark männlichen Intersexen und den Kümmermännchen, die gar keinen weiblichen Einschlag mehr besitzen, ist sie reichlich, wenn auch nicht normal (Fig. 11 - 14). Mit andern Worten: Für reichliche Spermatogenese braucht es einen stark männlichen Intersexualitätsgrad.

VII. Entwicklungsmechanische Betrachtungen

Baltzer hat (1926, 1931, *1*) gezeigt, dass die Bonellia-Larve auch vermännlicht wird, wenn man sie in einen Extrakt von Rüssel- oder Darmgewebe bringt, statt sie auf einem lebenden Rüssel parasitieren zu lassen. Durch dieses Experiment ist bewiesen, dass es ein Rüssel*stoff* ist, der diese Vermännlichung hervorbringt und es ist zu fragen, wie dieser Stoff auf die einzelnen Organanlagen wirkt. In gewissem Grade lässt sich dies aus der Entwicklung der Organe bei den Intersexen verschiedenen Alters ablesen. Ausserden sind die Reaktionen der verschiedenen Organanlagen auf die Rüsselwirkung unter sich zu vergleichen.

Zu diesen beiden Gesichtspunkten kommt noch ein dritter. Wie Baltzer feststellte (1928 *1*, 1931 *1*, 1933), sitzt die parasitierende Larve nur mit

dem vordern Bezirk ihrer Bauchfläche am Rüssel fest. Es ist höchst wahrscheinlich, dass sie den vermännlichenden Stoff auch ausschliesslich oder ganz überwiegend mit diesem Bezirk aufnimmt. Erst sekundär breitet sich der Stoff im Larvenkörper von vorn nach hinten aus. Während der Geschlechtscharakter des einzelnen Organs von der lokalen Wirkung des Stoffes am Ort der Organanlage abhängt, bestimmt die Ausbreitung dieses Stoffes im Larvenkörper das intersexuelle Mosaik im Ganzen. Auf dieser Ausbreitung beruht die Vorn-Hinten-Regel, nach der viele Intersexe im Vorderkörper männliche , im hintern Körperabschnitt aber weibliche Organe haben.

Danach hat die entwicklungsmechanische Erörterung folgendes zu betrachten :

1. Die Entwicklungsmechanik der einzelnen Organe.
2. Die Reaktionsempfindlichkeit der einzelnen Organe.
3. Die Zusammensetzung der intersexuellen Mosaiktypen, die Vorn-Hinten-Regel.

Entwicklungsmechanik der einzelnen Organe

Ich schicke noch einmal die Schilderung der Entwicklung der indifferenten Larve zum jungen Weibchen und Männchen voraus.

Die weibliche Organbildung : Das Urmundbläschen entwickelt sich unter Mitbeteiligung der Mundbucht zum Vorderdarm, der Vorderabschnitt vergrössert sich zum Kopflappen, der Schlundring erweitert sich stark, 2 Borsten werden gebildet, am Mitteldarm entsteht ein Hinterdarm und (unter Mitbeteiligung des Ektoderms) ein After; 2 Analblasen werden gebildet. Am Bauchmark (genauer am Bauchgefäss) entstehen Urgeschlechtszellen. Sie sind geschlechtlich noch indifferent, später im herangewachsenen Weibchen entwickeln sie sich zu typischen Eizellen mit Nährzellkappen. Das Mesoderm und die Bewimperung ist hier nicht berücksichtigt.

Die männliche Organbildung : Unter Einwirkung des vermännlichenden Rüsselstoffes ändern sich die larvalen Verhältnisse wie folgt, wobei wir gleichzeitig den Charakter der Rüsselwirkung ähnlich umschreiben wollen, wie dies Michel (1930) und Baltzer (1928 *1*, 1931 *1*) getan haben :

1.) Der Vorderabschnitt der Larve wird verkürzt, der Schlundring verengt sich. Da bei dieser Verkürzung Material aus dem Vorderabschnitt *auswandert*, könnte die Rüsselwirkung in einer *Aktivierung* bestehen.

2.) Das Urmundbläschen der indifferenten Larve wird in seiner Entwicklung zum Vorderdarm zunächst stillgelegt, dann umdeterminiert und zum Samenschlauch weiterentwickelt. (Vergl. Baltzer 1928 *1* S. 292, ferner diese Arbeit, Anm. S. 84) : Rüsselwirkung = *Aktivierung*.

3.) Borsten- Hinterdarm- und Analblasenbildung werden vollständig unterdrückt. Rüsselwirkung = *Unterdrückung.*

4.) Männliche Urgeschlechtszellen entstehen mit rascher Weiterentwicklung. Rüsselwirkung = *Aktivierung.*

Mit andern Worten :

Der Rüsselstoff *unterdrückt* die Bildung rein weiblicher Organe (Borsten, Hinterdarm, Analblasen); er *aktiviert* aber *zugleich* 2 indifferente Organanlagen zu typisch *männlichen* Organen : nämlich die Vorderdarm-Anlage und die Gonade. Ob die Verkürzung des Vorderabschnittes als Aktivierung aufgefasst werden kann (Anregung einer histologischen Umänderung), bleibe dahingestellt.

Betrachtung der einzelnen Organe :

Das Urmundbläschen : Zu einer Deutung der Entwicklungsvorgänge in männlicher Richtung kommen hauptsächlich die stark weiblichen Intersexe der 1. Gruppe (mit kurzer Rüsselzeit) in Betracht [1]). Wir finden dort vorwiegend Tiere ohne Urmundbläschen und ohne Vorderdarm, aber auch ohne Samenschlauchanlage (Fig. 6, 10, 16). Daneben treten Fälle auf, bei denen das Urmundbläschen noch festgestellt werden kann (Fig. 5 , 15). Auch bei nachfolgender langer rüsselloser Weiterzucht entsteht kein typischer Vorderdarm. Wir müssen uns also, wie Baltzer 1928 *1* auseinandersetzte, zwei aufeinanderfolgende Stufen vorstellen, in deren erster das Urmundbläschen unter Einwirkung einer geringen Menge Rüsselstoff zwar die Potenz zur Vorderdarmbildung verliert, nicht aber die Fähigkeit zu männlicher Weiterentwicklung gewinnt. Die zweite Stufe dagegen wird gekennzeichnet durch die positive , männliche Determination und das Zustandekommen eines Samenschlauches. Dabei sind die beiden Begriffe determinierende und differenzierende Wirkung des Rüsselstoffes, und ihnen entsprechend die Formbildung und die histologische Weiterbildung auseinander zu halten. Für die Determination und damit für die erste Formbildung des Samenschlauches genügt unter Umständen schon eine Rüsselzeit von 4 - 6 Std. 11 Stunden werden wahrscheinlich immer genügen, wie bei den stark gemischten Intersexen und Kümmermännchen. Der Samenschlauch erreicht aber in diesem Fall selten normale Grösse , auch nicht bei genügend langer rüsselloser Weiterzucht (bis 23 Tage). Es können oft nicht einmal die 3 charakteristischen Teile Sack, Ausführgang und Trichter unterschieden werden (vergl. Fig. 12, 18, 21 RA: 10 Tg.). Die endgültige, normale Ausbildung und histologische Differenzierung erfolgt erst nach längerer Rüsselwirkung bei mehr oder weniger quantitativer Weiterdifferenzierung, entsprechend einer Rüsselzeit von 10-95 Stunden (vergl. S. 107).

[1]) Vergl. Baltzer 1928 *1* S. 292.

Man sollte normalerweise erwarten, dass bei allen Intersexen ohne Vorderdarm das Urmundbläschen noch vorhanden sei. Dies ist aber nur bei wenigen Larven der Fall. Sehr oft fehlt, wie schon oben gesagt, das Urmundbläschen vollständig. Dieses Fehlen in befriedigender Weise zu erklären, ist nicht möglich.

Die Borsten. Sie treten in Zuchten mit stark verkürzter Rüsselzeit auf: Sehr oft bei den stark weiblichen Intersexen, ausserdem bei den seltenen stark gemischten und stark männlichen Intersexen. Leider fehlt uns zum Verständnis ihres Auftretens die genaue Kenntnis der normalen Borstenentwicklung, vor allem des Zeitpunktes, in dem die Bildung der Borste im weiblichen Borstensack beginnt. Wahrscheinlich ist dies erst relativ spät der Fall, denn die jungen Weibchen haben in den ersten Tagen nach Eintritt der Peristaltik noch keine Borsten.

Auffallend ist jedoch, auf wie ungleiche Rüsselzeiten sich das Auftreten der Borsten verteilt: Bei manchen Tieren werden sie schon durch eine 4-5½ stündige Rüsselzeit unterdrückt, (I ga 1a/2 (Fig. 8) I gb 1a/6), in andern Beispielen setzen sie sich trotz einer wesentlich längeren Rüsselzeit noch durch (XVI bx/8, RZ 11 h, Fig. 18; III t 2/19, RZ 20 h, Fig. 19.

Dieser Unterschied kann vielleicht durch die genetische Konstitution erklärt werden, derart, dass eine genetisch stark weibliche Larve (Tiere mit 11 und 20 h RZ) der Unterdrückung ihrer Borstenanlagen durch den Rüsselstoff mehr Widerstand entgegensetzt, als eine genetisch stärker männliche Larve (Tiere mit 5 h RZ), die entsprechend dieser Konstitution von vornherein eine geringere Borstenbildungstendenz besitzen mag.

Hinterdarm und Analblasen. Baltzer hat beobachtet, dass die Larve nur mit dem vordern Bereich der Ventralseite festsitzt; er hat wahrscheinlich gemacht (1928 *1* S. 282, 1931 *1* S. 145, 1933), dass sich dementsprechend die Verbreitung des Rüsselstoffes im Larvenkörper zuerst auf das Vorderende beschränkt und erst bei vermehrter Aufnahme auch das Hinterende erreicht. Auf dieser Annahme basiert die Erklärung für das Organmosaik der stark gemischten Intersexe (RZ 5 ½ - 12 Stunden) die bei stark männlichem Vorderabschnitt ein stark weibliches Hinterende aufweisen, mit mehr oder weniger gut entwickeltem Hinterdarm und (nicht immer) Analblasen. In Fig. 7, 11, 17, 18 sind solche Beispiele abgebildet. Ihre Übereinstimmung bekräftigt die Richtigkeit der Baltzer'schen Deutung. Bei Tieren mit längerer Rüsselzeit fehlen Hinterdarm und Analblasen immer.

Mit andern Worten: In Larven, die über 11 Stunden am Rüssel parasitierten, erreicht der Rüsselstoff auch das Hinterende der Larve in wirksamer Stärke, und dies so rasch, dass er die dort sich entwickelnde Anlage des Hinterdarmes vor ihrer weiblichen Determination erreicht, und damit die Bildung des Hinterdarmes vollständig und wahrscheinlich auch

endgültig unterdrückt. Am ausgebildeten Hinterdarm bei stark gemischten Intersexen lässt sich eine hemmende Einwirkung durch den Rüsselstoff nur insofern vermuten, als diese Tiere auch in höherem Alter nie den stark gewundenen Enddarm zeigen, der bei normalen Weibchen und bei stark weiblichen Intersexen gleichen Alters gebildet wird. Vergleiche die stark gemischten Intersexe Fig. 7 und 17 mit dem weiblichen Intersex Fig. 16; alle 3 haben das gleiche Rüsselalter (17 Tage).

Parrallel mit Entwicklung oder Unterdrückung des Hinterdarmes laufen die Verhältnisse bei den *Analblasen*. Wir finden ihre ersten Anlagen immer erst dann, wenn der Hinterdarm bereits in Entwicklung begriffen ist. Bei 17 untersuchten Tieren mit Hinterdarm fanden sich mehr oder weniger weit entwickelte Analblasen. Ihnen stehen 3 Fälle gegenüber, in denen ein Hinterdarm, aber keine Analblasen gebildet wurden (Fig. 5, 6, 18); kein Fall, in dem Analblasen ohne Hinterdarm entstanden. Es wäre nun zu untersuchen, ob der Rüsselstoff die Bildung der Analblasen *direkt* unterdrückt, oder ob die Unterdrückung sekundär durch das Fehlen des Hinterdarms herbeigeführt wird. In diesem Falle müsste eine Induktion durch den Hinterdarm vorausgesetzt werden.

Experimente in dieser Richtung bestehen nicht. Doch scheint mir nach den bisher gefundenen Tatsachen die Annahme wahrscheinlicher, dass der Rüsselstoff in gleicher Weise wie bei Borsten und Hinterdarm, nach Erreichen des Hinterendes die Bildung der Analblasen d i r e k t unterdrückt. Dafür sprechen immerhin die drei Fälle , in denen wohl ein Hinterdarm, aber keine Analblasen entwickelt waren. Auch ist im Allgemeinen der *Ausbildungsgrad* der Analblasen von Fall zu Fall verschieden weit fortgeschritten, und geht mit dem des Hinterdarmes nicht direkt parallel. Fig. 8, 15, 16.

Die männlichen Geschlechtszellen.

Die Faktoren, von denen die Spermatogenese abhängt, sind noch sehr wenig klar gestellt. Immerhin ist in den hier untersuchten Fällen zwischen Intersexualitätsgrad und Spermatogenese eine gewisse Beziehung nachweisbar, wogegen Beziehungen zwischen Rüsselzeit und Spermatogenesegrad kaum heraus zu lesen sind.

Wahrscheinlich muss man auseinander halten die Menge der Spermatogenesestadien, die gebildet werden und die Stadien, die von den Spermatogeneseballen erreicht werden. Ausserdem muss das Rüsselalter berücksichtigt werden, da die Ausbildung reifer Spermien auch bei normaler Männlichkeit eine ziemlich lange Entwicklungszeit voraussetzt.

Einzelne Bündel *fertiger* Spermien (also ein weit entwickeltes Stadium in geringer Quantität) sind schon in *stark weiblichen Intersexen* mit kurzer Rüsselzeit zu beobachten. Dies beweist der Fall I gb la/2, Figur 10 mit Rüsselzeit von 4-5 Stunden und einem Rüsselalter von 8-9 Tagen.

Da mehrere andere weibliche Intersexe mit gleichem Rüsselalter keine Spermienbündel besitzen (Figur 8, 9, 16), muss man wohl das Spermienbündel von Figur 10 als Maximum dessen ansehen, was man an Spermatogenese bei weiblicher Intersexualität findet.

Bei den *stärker männlichen Intersexen* ist die Spermatogenese sehr wechselnd, wie die folgende Zusammenstellung zeigt :

I gb 2 b/2. Ziemlich stark männlicher Intersex. Figur 11. RA. 9 Tage, RZ. 6 3/4 - 7 1/2 h. Spermatogenese reichlich, 1 Spermienbündel.

XVI bbx 8. stark gemischter Intersex. Figur 18. RA. 10 Tage, RZ. 10.15-11.55h. keine Spermatogenese.

III t 2/15. stark männlicher Intersex. Etwas abnormer Fall ? Figur 19. RA. 14 Tage. RZ. 20-21 h. Spermatogenese reichlich, zahlreiche Spermienbündel.

III L 2/19. stark gemischter Intersex. Figur 7. RA. 17 Tage. RZ. 5.30-8h. Nur einige Spermien.

III L 2/20. stark gemischter Intersex. Figur 17. RA. 17 Tage. RZ. 5.30-8h. Wenige Spermatogenesestadien, mit Spermien.

Die Kümmermännchen haben einen einheitlicheren Typus. Die Menge ihrer Spermatogenesestadien scheint durchschnittlich derjenigen der stärker männlichen Intersexe überlegen zu sein, wie die drei folgenden abgebildeten Beispiele zeigen.

XVI bbx. Figur 12. RA. 10 Tage. RZ 10.15-11.55 Stunden. Spermatogenese reichlich, mit fertigen Spermien.

XVI bx 1. Figur 13. RA 10 Tage. RZ 4.20-5.45 Stunden. Spermatogenese reichlich, keine fertigen Spermien.

XVI bx 5. Figur 14. RA 10 Tage. RZ 22-23 1/2 Stunden. Spermatogenese reichlich, keine fertigen Spermien.

Zusammenfassung : Die Spermatogenese der drei Intersexualitäts-Stufen bildet eine abgestufte Reihe : sie bleibt bei den stark weiblichen Intersexen, wenn sie überhaupt vorhanden ist, sehr gering, bei den stark gemischten und männlichen Intersexen ist sie stärker und sehr verschieden im Grad und in der Menge, bei den Kümmermännchen ist sie reichlicher und gleichmässiger.

Als letztes ist die Frage zu stellen, *ob der Geschlechtscharakter des Somas von der Ausbildung der Gonaden abhängt.* Eine solche Abhängigkeit ist höchst unwahrscheinlich.

Für das männliche Geschlecht sind jene Kümmermännchen massgebend, wo, bei männlichem Habitus und gut entwickeltem Samenschlauch, nur wenige ganz junge Stadien von Spermatogenese vorhanden sind : so einige Männchen von III t 5. Beim jungen Weibchen dagegen sind alle Organe (mit Ausnahme des Uterus) bereits eindeutig determiniert, wenn die Go-

nade immer noch den Charakter traubig angehäufter Urgeschlechtzellen trägt.

Die verschiedene Reaktionsempfindlichkeit der einzelnen Organanlagen auf die Rüsselwirkung

Wenn wir den Ausbildungsgrad der verschiedenen Organe bei den Intersexen vergleichen, so kommen wir zu einer wichtigen Tatsache : Die Organanlagen sprechen auf eine und dieselbe Rüsselwirkung in verschiedenem Grade, d. h. mit verschiedener Leichtigkeit an. Die Reaktionsempfindlicheit ist ganz offenbar bei den verschiedenen Organanlagen verschieden gross. Es besteht für die Rüsselwirkung, gegenüber den einzelnen Organen eine ungleich hohe Reizschwelle. Zu einer ähnlichen Feststellung ist bei andern Experimenten auch Baltzer (1931 2) gekommen. Der genaue Vergleich wird dadurch erschwert, dass der Rüsselstoff nicht gleichmässig in die Larve eindringt, sondern sich von vorn nach hinten ausbreitet. Infolgedessen werden die Organanlagen der verschiedenen Körperregionen zu *verschiedener Zeit* durch den Rüsselstoff männlich induziert. Wir müssen diese lokalen Verschiedenheiten berücksichtigen und können die Entwicklung der einzelnen Organe nur unter Berücksichtigung ihres Entstehungsortes im Körper als Gradmesser für die Reaktion auf den Rüsselstoff annehmen.

a) Die Reaktionsempfindlichkeit der *Gonade* und des *Samenschlauches*.

Die Gonade reagiert, wie die Versuche mit kurzer Rüsselzeit, d. h. mit schwachem vermännlichendem Reiz zeigen, leichter auf die Rüsselstoffe als der Samenschlauch. Darüber geben einzelne stark weibliche Intersexe Aufschluss. Es sind, wenn auch nur in geringer Menge, Spermien vorhanden bei gleichzeitigem Fehlen des Samenschlauches wie in Fig. 10.

Auch einzelne Kümmermänchen, wie Fig. 12, sind zu nennen. Fig. 12 enthält Spermien und verschiedene Stadien von Spermatogenese, wobei der Samenschlauch aber noch im ersten Entwicklungsstadium steht und unentwickelte Form aufweist. Dabei ist hervorzuheben, dass der Rüsselstoff die weiter vorn gelegene Samenschlauchanlage früher trifft als die Geschlechtszellen, die sich in der hintern Hälfte des Tieres entwickeln. Es hätte also eher eine verfrühte Entwicklung der Samenschlauchanlage erwartet werden dürfen.

Dabei darf die unfertige Ausbildung dieser Samenschläuche nicht einer zu kurzen Lebensdauer zugeschrieben werden, denn das Rüsselalter dieser Tiere beträgt 10-16 Tage, in einem Fall (III t 6) sogar 23 Tage. Ein ähnliches knolliges Stadium wird in der normalen Larve schon mit etwa 6 Tagen Rüsselalter durchlaufen.

Der Vergleich der Kümmermännchen unter sich zeigt weiter, dass die Spermatogenese und die Entwicklung des Samenschlauches in gewissem Grade q u a n t i t a t i v, in keinem Fall aber nach dem Alles - oder nichts-Gesetz erfolgt. Denn beide Organe haben sehr *verschiedene* Ausbildungsgrade. In welchem Umfang dies von der Rüsselzeit abhängt, kann erst die Untersuchung an einem grossen einheitlichen Material zeigen.

b) Die Reaktionsempfindlichkeit der *Borsten*, des *Hinterdarmes* und der *Analblasen*.

Die Wirkung des Rüsselreizes ist hier negativ : Die Organanlagen, die sich bei weiblicher Entwicklung ausgebildet hätten, werden von dem vermännlichenden Stoff des Rüssels *unterdrückt*. Jedoch ist ihre Widerstandskraft gegen diese Unterdrückung verschieden gross : Die *Borsten* sind offenbar am widerstandfähigsten, weniger der *Hinterdarm*, am wenigsten die *Analblasen*. Dies geht daraus hervor, dass wir Borsten auch dann finden können, wenn kein Hinterdarm und keine Analblasen vorhanden sind, wie im Fall der Fig. 19, oder dass, wenn die Analblasen fehlen, der Hinterdarm schwach entwickelt ist wie in Fig. 11. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Borsten durch ihre Lage im Vorderabschnitt dem Rüsselstoff länger ausgesetzt sind. Bei gleicher Empfindlichkeit wäre also ihre Unterdrükkung in erster Linie zu erwarten.

Dieselbe grosse Widerstandskraft beweisen die Borsten auch im Vergleich zum Samenschlauch. Von besonderer Wichtigkeit sind hier die 3 stark gemischten Intersexe (Fig. 7. 17, 18 , sowie die stark männlichen Intersexe Fig 11, 19): Alle 5 Tiere besitzen weibliche Borsten und dicht daneben einen kleinen männlichen Samenschlauch. Die Borstenanlage konnte also ihre weibliche Enwicklung durchsetzen, während dies dem nahe benachbarten Urmundbläschen nicht gelang, denn dieses entwickelte sich ja in männlicher Richtung. Da die beiden Organanlagen sehr nahe beieinander und beide in dem Bereich liegen, wo die Rüsselstoffe aufgenommen werden, unterstanden sie mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit der gleichen starken Rüsselwirkung, entwickelten sich aber in entgegengesetzter Geschlechtsrichtung.

Die *Entwicklung* der Borsten untersteht, im Gegensatz zu der des Samenschlauches und der Spermatogenese, dem *Alles-oder-nichts-Gesetz*. War die Menge aufgenommenen Rüsselstoffes gross genug, um die Entwicklung zu unterdrücken, so entstehen auch bei langer rüsselloser Weiterzucht keine Borsten mehr. War sie aber zu gering, so entwickeln sich die Borsten bis zu normaler weiblicher Grösse ungefähr proportional dem Alter des Tieres. Vielleicht hängt dieser Gegensatz Borstenentwicklung - Samenschlauchentwicklung (hier Alles oder Nichts, dort quantitativ) damit zusammen, dass sich die Borste aus *einer* Zelle entwickelt, während jener aus einem *Zellverband* entsteht.

Analblasen können fehlen, auch wenn der Hinterdarm vorhanden ist. Sie sind also leichter zu unterdrücken als der Hinterdarm, sie fehlen aber immer, wenn der Hinterdarm selbst fehlt.

Die *Entwicklung des Hinterdarms* scheint eine *quantitative* Reaktion zu sein. Dafür sprechen die stark gemischten alten Intersexe, die sich durch auffallend gerade gestreckten Hinterdarm auszeichnen, (Fig. 7, 17) während derjenige normaler Weibchen gleichen Alters stark gewunden ist.

Die Vorn - Hinten - Regel

Die Vorn-Hinten-Regel wurde von Baltzer aufgestellt zur Erklärung der bemerkenswerten topographischen Verhältnisse des Organmosaiks bei Intersexen.

Die indifferente Larve heftet sich, wie schon betont, mit der Ventralseite in der Gegend des vordern Wimperkranzes am Rüssel an (Baltzer 1931 *1*, 1933). Dadurch ist zu erwarten, dass der Rüsselstoff zuerst und in stärkstem Masse in dieser Zone eindringt und sich von dort nach und nach in der ganzen Larve ausbreitet. Damit würde sich auch der *Vermännlichungsprozess*, ausgehend vom Vorderende, stufenweise nach dem Hinterende ausbreiten. Diese Erwartung wird durch die typischen Mosaikbilder bestätigt :

1. Stufe. Stark weibliche Intersexe ohne Vorderdarm, nicht immer mit Borsten : die erste Vermännlichung ergreift das Vorderende ; dagegen Hinterende weiblich, mit Hinterdarm, Analblasen oder deren Anlagen.

17 Stück : Fig. 5, 6, 8, 9, 10, 15, 16.

2. Stufe : Stark gemischte Intersexe mit vermännlichtem Vorderende, mit Samenschlauch und männlicher Rumpfform , Borsten sind vorhanden. Das Hinterende ist weiblich , mit Hinterdarm, in manchen Fällen auch mit Analblasen. 3 Stück : Fig. 7, 17, 18.

Die Zusammensetzung vorn männlich - hinten weiblich, tritt in meinen Untersuchungen noch klarer hervor als bei Baltzer, da ich zahlreiche Intersexe auf Hinterdarm und Analblasen untersuchen konnte. Andererseits erleidet sie eine gewisse Einschränkung durch die Feststellung der verschiedenen Reaktionsempfindlichkeit bei den einzelnen Organen (Seite 106 f.): Es gibt einige Intersexe (in Gruppe 3) mit typischen Borsten in einem sonst rein männlichen Körper *ohne* Hinterdarm und Analblasen; vergl. S. 81.

VIII. Zusammenfassung

Aus den Eiern der *Bonellia viridis* entstehen indifferente Larven, die sich bei freiem Leben fast immer weiblich weiter entwickeln ; dagegen werden sie männlich , wenn sie als « Rüssellarven » am Rüssel

eines Bonelliaweibchens parasitieren. (Vergleiche Seite 41-44.) Dieser Rüsselparasitismus dauert normalerweise 4 Tage. Dann löst sich die parasitierende Larve von selbst wieder ab und vollendet freilebend ihre männliche Entwicklung. Während der « Rüsselzeit » nimmt sie aus der Rüsselunterlage vermännlichende Stoffe auf, die die verschiedenen Organanlagen des Larven-Somas und die Gonade (die Urgeschlechtszellen) männlich determinieren.

Experimentell kann die Larve vorzeitig vom Rüssel abgelöst und zu freier Weiterentwicklung gezwungen werden : *Versuch mit abgekürzter Rüsselzeit.* (S. 44-45). Auch ein Parasitismus von nur wenigen «Rüsselstunden» veranlasst schon eine teilweise männliche Entwicklung, mit der sich eine teilweise weibliche Entwicklung kombiniert. Aus diesen « Larven mit abgekürzter Rüsselzeit » entstehen im Lauf der rüsselfreien Weiterzucht verschiedene Geschlechstypen: Weibchen, Intersexe verschiedenen Grades, unternormale, hypoplastische Männchen (« Kümmermännchen » dieser Arbeit) und normale Männchen.

Es muss angenommen werden, dass die Larven bei sehr kurzer Rüsselzeit weniger vermännlichende Stoffe aufnehmen als bei langer Rüsselzeit, und dass diese geringere Stoffmenge ein wichtiger Faktor für die intersexuelle oder unvollkommene männliche Entwicklung ist.

Die Hauptdaten der Larven mit abgekürzter Rüsselzeit werden in dieser Arbeit wie folgt auseinander gehalten:

Als *absolutes Alter* (AA , in Tagen angegeben) gilt das Alter der Larve von der Eiablage an.

Als *Rüsselalter* (RA, in Tagen) gilt das Alter der Larve, vom Ansetzen an den Rüssel gerechnet, einschliesslich der nachfolgenden freien Entwicklung.

Als *Rüsselzeit* (RZ, in Stunden) wird die Zeit des Rüsselparasitismus selbst, also die Zeit des Festsitzens der Larve bezeichnet.

Ergebnisse :

1.) *Beschreibung der einzelnen Zuchten mit abgekürzeter Rüsselzeit*, in denen Intersexe und Kümmermännchen aufgetreten sind ; S. 46-72. *Abbildung typischer Vertreter* der verschiedenen Intersexualitätsgrade und der Kümmermännchen.

Zucht IIIg. S. 47 ff. Abbildungen: Junges Weibchen aus einer Rüsselzucht, Fig. 4, S. 49.
Stark weiblicher Intersex, Fig. 15, S. 77.

Zucht III L. S. 50 ff. Abbildungen: Stark weiblicher Intersexe, Fig. 5, S. 52; Fig. 6, S. 53 ; Fig. 16, S. 77.
Stark gemischte Intersexe, Fig. 17, S. 79; Fig. 7, S. 53.

Zucht IIIt. S. 55. ff. Abbildungen: Stark männlicher Intersex, Fig. 19, S. 82.

Zucht Ig. S. 59. ff. Abbildungen: Stark weibliche Intersexe, Fig. 8, S. 61;
Figuren 9 u. 10, S. 63,
Fig. 22-23, S. 86-87.
Stark männliche Intersexe, Fig. 11, S. 67.
Fig. 20, S. 85.
Zucht XVI S. 67 ff. Abbildungen: Stark gemischter Intersex, Fig. 18, S. 79.
Fig. 21, S. 85.
Kümmermännchen, Figuren 12-14, S. 69-71.

Zusammenfassung in Tabelle 5 auf S 72 und *Besprechung der Zuchtergebnisse* S. 73-76.

2.) *Intersexualitätsgrade.* S. 78-83.

a. Es werden 3 Intersexualitätsgrade genauer in Typen geschildert; um diese Typen herum besteht eine erhebliche Variabilität.

1. *Stark weibliche Intersexe:* Vorderende in geringem Grade vermännlicht; meistens fehlt Vorderdarm. Hinterer Abschnitt des Rumpfes weiblich. S. 76 ff.
2. *Stark gemischte Intersexe:* Weiblich: Hinterdarm, meistens Borsten, oft Analblasen; stark männlich ist der Vorderabschnitt; mehr oder weniger männlich die Samenschlauchentwicklung, das Coelom, das Mesoderm. S. 79 ff.
3. *Ueberwiegend männliche Intersexe:* Borsten als einziges weibliches Organ, übrige Organisation verschieden stark männlich. S. 81 ff.
4. An die 3. Gruppe schliessen sich die *Kümmermännchen* an; Rein männliche, aber unternormal entwickelte Tiere (hypoplastische Männchen). S. 81.
   Zusammenfassung S. 82.

b. *Bedeutung der Rüsselzeit und anderer Faktoren für den Männlichkeitsgrad der Intersexe und der Kümmermännchen.* S. 73-83.
Obgleich die Larven normalerweise etwa 4 Tage am Rüssel parasitieren, genügen schon wenige Stunden zur Bestimmung der Entwicklung in männlicher Richtung. Nach einer Rüsselzeit von über 8 Stunden sind Intersexe nur mehr selten; die Larven solcher Zuchten entwickeln sich fast alle zu normalen oder zu Kümmermännchen.
Innerhalb des stark abgekürzten Rüsselparasitismus sind die 3 erwähnten Intersexualitätsgrade und der Kümmermännchentypus nicht genauer auf bestimmte Rüsselzeiten beziehbar. Es können in Zuchten mit ganz kurzer Rüsselzeit (3.20-6 Stunden) die verschiedensten Intersextypen und auch Kümmermännchen entstehen. Wahrscheinlich sind für diese

Variabilität ausser der Rüsselzeit auch andere, darunter genetische Faktoren verantwortlich, die aber nicht näher erfasst werden konnten. Bei längeren Rüsselzeiten entstehen nur mehr normale und Kümmermännchen, selten noch stärker männliche Intersexe.

Das Ergebnis an Intersexen hängt wahrscheinlich nicht unwesentlich auch davon ab, ob sich ein Teil der indifferenten Larven bei *Beginn* des Rüsselversuchs schon weiblich weiter entwickelt hatte. Mit diesem Ausscheiden der « weiblichen Tiere » geht der Prozentsatz an Intersexen unter den Rüssellarven auch bei sehr kurzer Rüsselzeit zurück. S. 75.

Künftige Intersexzuchten werden am erfolgreichsten mit möglichst *jungem* Larvenmaterial und mit möglichst kurzer Rüsselzeit arbeiten.

3). *Ausbildung der einzelnen Organe in den Intersexen.*

a. *Vorderdarm — Samenschlauchentwicklung.* S. 84-88. Vorderdarm und Samenschlauch entwickeln sich wahrscheinlich aus dem gleichen Zellmaterial. Es werden die verschiedenen Zustände intermediärer Entwicklung zwischen Vorderdarm- und Samenschlauchtypus beschrieben; sie vereinigen in verschiedenen Varianten Vorderdarm- und Samenschlauch-Charaktere innerhalb des gleichen Organs.

Für die *Unterdrückung* der Vorderdarmentwicklung genügt eine sehr kurze Rüsselzeit. Für die Determination eines Samenschlauchs genügt eine kurze Rüsselzeit; für die normale *Differenzierung* des Samenschlauchs aber ist meistens eine längere Rüsselzeit nötig.

b. *Ausbildung des Hinterdarmes und der Analblasen.* S. 92-95. Diese weiblichen Organe sind bezeichnend für stark weibliche und gemischte Intersexe. Sie fehlen den stark männlichen Intersexen, die nur noch ein weibliches Organ, die Borsten besitzen.

c. *Ausbildung der Borsten.* S. 95-98. Borsten kommen in allen Intersexualitätsgraden vor. Es ist auseinander zu halten : die *Determination* und die *Differenzierung* der Borsten. Erstere ist vom Mass der Rüsselzeit abhängig und wird durch längere Rüsselzeiten verhindert. Letztere vollzieht sich, wenn einmal die Determination erfolgte, als unabhängiger Differenzierungsprozess. Infolgedessen können grosse Borsten auch in sonst männlichen Tieren enthalten sein.

d. *Die Spermatogenese.* S. 98-100. Es werden einige Beobachtungen über den Entstehungsort der männlichen Geschlechtszellen mitgeteilt. *Grad der Spermatogenese in den Intersexen:* die weiblichen und die gemischten Intersexe haben, wenn überhaupt, nur eine spärliche Spermatogenese. Umfangreicher ist sie bei der stark männlichen Intersexualität und bei dem Kümmermännchen.

Der Geschlechtscharakter des Somas ist von der Ausbildung der Gonaden *unabhängig*. S. 105.

4.) *Entwicklungsmechanik. Verschiedene Reaktionsempfindlichkeit der Organe gegenüber der Rüsselwirkung.*

a. *Die Urgeschlechtszellen* reagieren leichter auf einen gegebenen Rüsselreiz als die *Vorderdarm- Samenschlauchanlage*. Beide Organe reagieren in gewissem Grade quantitativ auf verschieden starke Rüsselreize. S. 106.

b. *Die Borstenanlagen* sind gegenüber der vermännlichenden (d. h. die Borsten unterdrückenden) Rüsselwirkung am widerstandsfähigsten von allen weiblichen Organanlagen. Dieser Mechanismus folgt wahrscheinlich dem Alles-oder-nichts-Gesetz und verläuft nicht quantitativ. S. 107.

c. Die Entwicklung des weiblichen *Hinterdarmes* ist weniger widerstandsfähig gegenüber der vermännlichenden, unterdrückenden Rüsselwirkung als die Borstenentwicklung. Seine Entwicklung verläuft wahrscheinlich in gewissem Grade quantitativ.
Die Entwicklung der weiblichen *Analblasen* ist am wenigsten widerstandsfähig gegenüber der unterdrückenden Rüsselwirkung. S. 107.

5.) *Die Vorn- Hintenregel.* S. 108.
Diese Regel besagt, dass die Vermännlichung der parasitierenden Bonellienlarve im Vorderkörper beginnt und sich erst nach und nach in den Hinterkörper ausbreitet. Sie erklärt damit, dass die Intersexe vorn männlich und hinten weiblich sind. Diese Regel wird durch die genauere Analyse der weiblichen und gemischten Intersexe bestätigt, interferiert jedoch mit der verschiedenen Reaktionsempfindlichkeit der einzelnen Organe. Die Borsten folgen der Vorn- Hintenregel nicht durchwegs.

IX. Literaturverzeichnis

1914. Baltzer, F. — Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. *Mitt. zool. Stat. Neapel, Berlin, Bd. 22.*

1917. ———— — 1 Monographie der Echiuriden des Golfes von Neapel. *I. Teil Fauna Neapel, Berlin, 34. Mon.*

1917. ———— — 2 Ueber die Eibildung der Bonellia. *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. 45.*

1925. ———— — Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung und Entwicklung der Bonellia. *Pubb. Staz. zool. Napoli. Vol. 6.*

1926. ———— — Über die Vermännlichung indifferenter Bonellia-Larven durch Bonellia-Extrakte *Revue Suisse zool., Genève, Bd. 33.*

1928. ———— — 1 Ueber metagame Geschlechtsbestimmung und ihre Beziehung zu einigen Problemen der Entwicklungsmechanik und Vererbung. *Zool. Anzeiger Leipzig (Verh. D. Zool. Ges.) Vers. 32.*

1928. Baltzer, F. — 2 Zucht-und Versuchsmethoden bei Bonellia. *Abderhalden Handb. d. Biol. Arbeitsmeth. 9/5.*

1931. ———— — 1 Echiurida. *Handbuch der Zoologie 2. Bd. (Kükenthal).*

1931. ———— — 2 Entwicklungsmechanische Untersuchungen an Bonellia viridis. *Rev. Suisse Zool. Genève, Bd. 38.*

1932. ———— — Über die ohne Rüsselparasitismus entstehenden Spätmännchen (genetische Männchen) der Bonellia viridis. *Rev. suisse zool. Genève, Bd. 39.*

1933. ———— — Demonstration von männlichen Bonellialarven. *Revue Suisse zool. Genève, Bd. 40*

1930. Michel, F. — Ueber die Larve und die Entwicklung des Männchens der Bonellia fuliginosa Rol. *Pubb. Staz. zool. Napoli, Vol. 10.*

1928. Romeis, B. — Taschenbuch der mikroskopischen Technik. *München u. Leipzig.*

1879. Spengel, J. W. — Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen der Bonellia. *Mitt. zool. Stat. Neapel, Berlin, Bd. 1.*

1880. ———— — Die Organisation des Echiurus Pallasii. *Z. wiss. Zool. Leipzig, Bd. 34.*

1904. Yatsu, N. — On the use of « Sea lettuce » (Ulva) in orienting small objects for sectioning. *J. appl. micr. lab. Methods. Vol. 4.*